Vergleichende Untersuchung zum Ontogenesemodus einheimischer Soriciden (*Crocidura russula, Sorex araneus* und *Neomys fodiens*)

INAUGURALDISSERTATION

zur

ERLANGUNG DER WÜRDE EINES DOKTORS DER PHILOSOPHIE

vorgelegt der

PHILOSOPHISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT
DER UNIVERSITÄT BASEL

von

Peter VOGEL

aus Bern und Wangen a.A.

GENÈVE
IMPRIMERIE KUNDIG
1972

1970

Vergleichende Untersuchung zum Ontogenesemodus einheimischer Soriciden (*Crocidura russula, Sorex araneus* und *Neomys fodiens*)

INAUGURALDISSERTATION

zur

Erlangung der Würde eines Doktors der Philosophie

vorgelegt der

Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität Basel

von

Peter VOGEL

aus Bern und Wangen a.A.

GENÈVE
Imprimerie kundig
1972

Genehmigt von der Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät auf Antrag der Herren Professoren A. Portmann und W. Stingelin.

Basel, den 27. Oktober 1970

Prof. Dr. S. FALLAB
Dekan

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Separatabdruck aus der *Revue suisse de Zoologie*
Bd. 79, Heft 4, Jahr 1972

CURRICULUM VITAE

Am 5. Februar 1942 wurde ich, Peter Vogel, von Bern und Wangen a.A., als Sohn des Franz Heinrich Vogel (Gärtnermeister) und der Gertrud, geb. Huber, in Bern geboren. Dort besuchte ich die Primarschule, das Progymnasium und das Gymnasium und erhielt im Herbst 1961 das Maturitätszeugnis (Typus C). Im selben Jahr immatrikulierte ich mich an der Universität Basel, um im Hauptfach Zoologie zu studieren. Die Nebenfachexamina legte ich in Anatomie, Geologie-Paläontologie und Botanik ab. Ich besuchte die Vorlesungen und Kurse folgender Dozenten: H. Erlenmeyer, P. Fioroni, E. Flückiger, T. Freyvogel, M. Geiger-Huber, R. Geigy, J. Hürzeler, L. Jenny, E. Lang, H. P. Laubscher, K. S. Ludwig, H. Nüesch, A. Portmann, M. Reichel, M. Reiff, H. Salmony, H. Schaub, R. Schenk, R. Schenkel, R. Stamm, W. Stingelin, L. Vonderschmitt, G. Wolf-Heidegger, H. Zoller.

Die vorliegende Dissertation entstand unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. A. Portmann an der Zoologischen Anstalt der Universität Basel.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546021_0006

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE
Tome 79, fasc. 4, nº 61: 1201-1332 — Février 1973

Vergleichende Untersuchung zum Ontogenesemodus einheimischer Soriciden *(Crocidura russula, Sorex araneus* und *Neomys fodiens)*

von

Peter VOGEL

Mit 42 Textabbildungen und 10 Tabellen

INHALT

EINLEITUNG 1202
I. Die Normogenese von *Crocidura russula*, *Sorex araneus* und *Neomys fodiens* 1204
1. Problemstellung 1204
2. Material und Technik 1205
3. Die Entwicklung von *Crocidura russula* 1206
4. Die Entwicklung von *Sorex araneus* 1217
5. Die Entwicklung von *Neomys fodiens* 1226
II. Vergleich wichtiger Entwicklungsschritte bei *Crocidura*, *Sorex* und *Neomys* . 1245
1. Problemstellung 1245
2. Transitorische Verschlüsse 1245
a) Die Lippenverwachsung 1247
b) Die Finger- und Zehenverwachsung 1253
c) Der Ohrverschluss 1258
d) Der Augenverschluss 1263
e) Vergleich der transitorischen Verschlüsse 1267
3. Die Haarentwicklung 1269
4. Zahndurchbruch, erste Nahrungsaufnahme und Ende der Laktationsperiode 1272
5. Die Wachstumsgeschwindigkeit 1277
6. Die Ossifikation 1280
a) Vorbemerkungen 1280

b) Material und Technik 1281
c) Histologische Befunde zur Ossifikation des Handskelettes 1285
d) Zeit und Reihenfolge im Ossifikationsgeschehen der Handentwicklung 1290
e) Vergleich der untersuchten Arten 1292
7. Diskussion zum Ontogenesemodus und zur Tragzeit der Soriciden . . . 1295
a) Die Entwicklungsgeschwindigkeit der Soriciden 1295
b) Vergleich mit anderen Eutherien 1298
c) Die Korrelation von Ontogenesemodus und Cerebralisation bei den Soriciden 1301
d) Die Tragzeit der Soriciden bezüglich der „archaischen Norm" . . . 1303
III. Der Geburtszustand der Soriciden: Ontogenetische Wertung, systematische und phylogenetische Konsequenzen 1304
1. Die Kopfossifikation im Geburtsmoment 1304
2. Diskussion: Vergleich mit extremen und typischen Nesthockern 1311
3. Beziehung zwischen Ontogenesemodus und Soriciden-Systematik 1316
4. Überprüfung der Eutheria-Geburtszustände auf primitive Nesthocker . . 1317
Zusammenfassung 1323
Résumé 1325
Summary 1326
Literatur 1328

EINLEITUNG

Die verschiedenen Ontogenesetypen der Eutherien vom Nesthocker bis zum extremen Nestflüchter hat PORTMANN (1938) klar als evolutives Problem erkannt. Die Nesthocker der Placentalia stellen den primären Typus dar, die Nestflüchter den abgeleiteten sekundären Typus. Als Kriterium für die Grenze zwischen diesen Typen gilt der Sachverhalt, ob die Jungen mit geschlossenen oder offenen Augen zur Welt kommen. Innerhalb der beiden Gruppen zeigt sich ein breites Spektrum von unterschiedlichen Geburtssituationen, wobei die zunehmende Geburtsreife Ausdruck eines allgemeinen Evolutionstrends ist. Als typische Vertreter der Nesthocker wurden bisher hauptsächlich Nager untersucht. Insbesondere eignen sich die vielen Laboratoriumstiere dieser Gruppe gut als Untersuchungsobjekte, um so mehr als auch Nestflüchter aus der gleichen Verwandtschaft zum Vergleich herangezogen werden können (MARTIN, 1962 und DIETERLEN, 1963). Die ursprünglichsten Vertreter der Eutherien, die Insektivoren, sind dagegen bisher kaum berücksichtigt worden, obwohl gerade ihnen wegen ihrer basalen Stellung grösste Bedeutung zukommt. So konnte z.B. WIRZ (1950) an Hand von vergleichenden Cerebralisationsstudien zeigen, dass die rangniedrigsten Plazentalia zu den Insektenfressern gehören, und STEHPAN (1967) prägte für diese Vertreter den Begriff der „Basalen Insektivoren", bei denen alle nichtolfaktorischen Hirn-

strukturen die geringste Grösse aufweisen. Eine genaue Überprüfung des Entwicklungsgeschehens bei Vertretern dieser Gruppe drängt sich deshalb auf; denn es besteht die Möglichkeit, dass sich bei diesen archaischen Formen Zustände vorfinden, die eine bessere Beurteilung des Eutheria-Nesthockertypus und seiner Phylogenese erlauben.

Bei der Wahl der Untersuchungsobjekte wurde besonders auf die Tragdauer geachtet, da sie in direktem Zusammenhang mit dem Ontogenesemodus steht. Sie ist einerseits abhängig vom Geburtszustand, anderseits von der Entwicklungsgeschwindigkeit, wenn vom Phänomen der Keimruhe abgesehen wird. Dass die Entwicklungsgeschwindigkeit ebenfalls evolutiven Modifikationen unterworfen ist, haben MARTIN und PORTMANN gezeigt. MARTIN (1962) postulierte eine hypothetische ursprüngliche Tragzeit von ca. 30 Tagen für Nesthocker, die einerseits durch Entwicklungsbeschleunigung gestaucht werden kann wie beim Hamster (auf 16 Tage), andererseits aber auch durch Verlangsamung eine Dehnung erfahren kann wie z.B. beim Meerschweinchen (Nesthockerzustand bei 38 Tagen). PORTMANN (1965) hat nun darauf hingewiesen, dass bereits bei Insektivoren verschieden lange Tragzeiten verwirklicht sind, die von der „archaischen Norm" abweichen.

Unter den Insektivoren scheint die Familie der Soriciden für eine derartige Untersuchung am besten geeignet, da sie alle gestellten Bedingungen erfüllt: Es handelt sich um eine archaische Gruppe mit besonders tiefen Hirnindices. Alle Vertreter sind homoiotherm (EISENTRAUT, 1956), was eine von der Umgebungstemperatur unabhängige Entwicklung garantiert, zudem sind innerhalb dieser Familie verschiedene Tragzeiten realisiert. Ferner stellen die Spitzmäuse die weitaus artenreichste und zugleich weitverbreitetste Insektivorengruppe dar, was natürlich die Materialbeschaffung wesentlich erleichtert.

Als Vergleichsobjekte wählte ich die häufigsten Vertreter der drei einheimischen Gattungen: *Crocidura russula* Hermann, 1870 (Hausspitzmaus), *Sorex araneus* Linné, 1758 (Waldspitzmaus)[1] und *Neomys fodiens* Pennant, 1771 (Wasserspitzmaus). Diese Arten sind auch deshalb besonders geeignet, weil auf die Erfahrungen verschiedener Autoren zurückgegriffen werden kann (DEHNEL, 1951; BUTTLER, 1953; FRANK, 1953, 1954 und CROWCROFT, 1957).

Die notwendige Haltung und Zucht zur Materialbeschaffung bot zusätzlich die Gelegenheit, viele Daten zur Fortpflanzungsbiologie zu sammeln, die in einer separaten Publikation mitgeteilt werden (VOGEL, 1972). Alle Angaben, welche die Haltungs- und Zuchtbedingungen betreffen, sind in jener Arbeit enthalten. Einzig die Befunde zur Tragdauer der Soriciden müssen hier nochmals zusammengefasst werden, da sie die wichtigste Voraussetzung zum Verständnis

[1] Eine Artdetermination auf Grund der Chromosomen wurde nicht vorgenommen; möglicherweise enthielt die Zucht auch Tiere der Zwillingsart *Sorex gemellus* (OTT, 1968).

der Jugendentwicklung darstellen. Die häufigste Normaltragzeit bei *Crocidura russula* betrug in unserer Zucht 30 Tage (normale Variationsbreite 28—33 Tage). Bei *Neomys fodiens* konnte eine exakte Tragzeit von 20 Tagen festgestellt werden. Diese stimmt demnach mit der von DEHNEL (1951) bei *Sorex araneus* bestimmten Tragzeit genau überein. Ein Vergleich mit anderen untersuchten Spitzmausarten berechtigt zur Annahme, dass die Tragdauer ein Charakteristikum der Unterfamilien darstellt: Die *Crocidurinae* sind durch Tragzeiten von ca. 30 Tagen, die *Soricinae* durch solche von ungefähr 20 Tagen gekennzeichnet, eine Hypothese, die unter Berücksichtigung weiterer Indizien in der vorliegenden Arbeit ebenfalls überprüft werden soll.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. A. Portmann, danke ich herzlich für die Förderung meiner Arbeit durch stetes Interesse, reiche Anteilnahme und wertvolle Kritik. Dank gebührt auch meiner lieben Frau, die mir während der ganzen Arbeit unermüdlich und tatkräftig zur Seite stand.

I. DIE NORMOGENESE VON *CROCIDURA RUSSULA*, *SOREX ARANEUS* UND *NEOMYS FODIENS* VOM 21. ONTOGENESETAG BIS ZUR SELBSTÄNDIGKEIT

1. Problemstellung

Da ausführliche Beschreibungen zur Spitzmausentwicklung fehlen, soll vorerst die Entwicklung der äusserlichen Merkmale überprüft und rein deskriptiv als Teil einer künftigen Normentafel dargestellt werden. Dabei kann nur die Periode vom 21. bis zum 50. Ontogenesetag berücksichtigt werden, da es bisher nicht glückte, datierte Wald- und Wasserspitzmausembryonen im notwendigen Umfang zu gewinnen. Die obere Grenze wird durch das Erreichen der Selbständigkeit gegeben. Im selben Zeitpunkt tritt auch eine sehr starke Verlangsamung im Körperwachstum ein, so dass das Ende der Nestlingszeit mit dem Abschluss der Jugendentwicklung gleichgesetzt werden kann. Vor dem Eintreten der Geschlechtsreife tritt allerdings nochmals ein Wachstumsschub auf, der jedoch nicht mehr zur eigentlichen Jugendentwicklung gerechnet werden darf.

Die Variationsbreite, die für gewisse Merkmale beträchtlich ist, wird in dieser Darstellung nicht berücksichtigt; für die entscheidenden Entwicklungsvorgänge wird sie ausführlich im II. Kapitel diskutiert. Bemerkungen zum Verhalten der Tiere beruhen auf zufälligen Beobachtungen. Es wurde nicht versucht, die Verhaltensentwicklung systematisch zu studieren, obschon sie ebenfalls Bestandteil der Ontogenese ist. Dieser Aspekt ist jedoch bereits in einigen Arbeiten berücksichtigt worden, so für *Sorex araneus* von CROWCROFT (1957) und ZIPPELIUS (1958), für *Crocidura leucodon* von FRANK (1954) und zusammenfassend

von HERTER (1957). Einige meiner Beobachtungen stimmen mit der zitierten Literatur überein, wenige weichen, wahrscheinlich im Rahmen der normalen Variabilität, etwas davon ab.

Die Messwerte wurden am Schluss dieses Kapitels tabellarisch zusammengestellt. Diese Tabellen sind zum Vergleich durch Daten einiger adulter Tiere ergänzt. Da für die Hausspitzmäuse ein grösseres Material zur Verfügung stand, konnte auch eine Anzahl Tiere der Altersklasse „young-adult" (DEHNEL, 1949) vermessen werden, die zeigen, dass Gewicht und Körpergrösse erst spät den Adultwert erreichen. Diesem späteren Wachstumsverlauf, der eine saisonale Abhängigkeit zeigt, wurden in letzter Zeit viele Arbeiten gewidmet, vor allem in Polen unter DEHNEL und später unter PUCEK (ausführliche Literaturangaben bei PUCEK, 1964); er wurde deshalb nicht berücksichtigt.

Mit Hilfe dieser deskriptiven Zusammenstellung sollte es möglich sein, gefundene Würfe der verschiedenen Arten altersmässig auf $\pm$ 1 Tag genau zu datieren. Als Beispiel seien die Daten von BUTTLER (1953) neu interpretiert. Seine von Hand aufgezogenen jungen Hausspitzmäuse wurden beim Fund vom Autor auf den 4. Tag datiert, wobei sie nur 1,7—2,0 g wogen, jedoch bereits die Augen geöffnet hatten. Nach 4 Tagen Gefangenschaft wogen sie 6 g, am 5. Gefangenschaftstag, d.h. im Alter von ca. 10 Tagen, nahmen sie erste Beikost auf. — Der Zeitpunkt des Augenöffnens und die erste selbständige Nahrungsaufnahme zeigen, dass der Wurf beim Auffinden bereits ca. 10 Tage alt gewesen sein muss. Die Jungen waren zu diesem Zeitpunkt auf Grund ihres Gewichtes extrem unterernährt, möglicherweise sogar seit 2—3 Tagen ohne Nahrung. Die enorme Gewichtszunahme in den ersten 4 Tagen, für die normale Tiere eine Zeitspanne von 9 Tagen benötigen, ist ein weiteres Indiz für diese neue Deutung.

2. Material und Technik

Zur Beobachtung und Vermessung standen 12 Würfe von *Sorex araneus*, 8 Würfe von *Neomys fodiens* und 86 Würfe von *Crocidura russula* zur Verfügung, dazu von 5 Weibchen datierte Embryonen der letztgenannten Art zwischen dem 20. und 30. Ontogenesetag. Von den besonders empfindlichen *Soricinae* sind allerdings nicht alle Würfe aufgezogen worden. Ein Teil der Jungen wurde fixiert, so dass mit wenigen Ausnahmen der späteren Entwicklungsphase eine lückenlose Serie konservierter Jugendstadien jedes Entwicklungstages bis zur Selbständigkeit der Jungen ausgewertet werden konnte. Dieses Vorgehen verunmöglichte jedoch, vom gleichen Tier durchgehende Messreihen zu erhalten. Deshalb wurden die Messungen nicht systematisch durchgeführt, sondern stichprobenhaft aus der gesamten Bevölkerung, wobei für *Crocidura* in vielen Fällen nur ein Junges pro Wurf vermessen wurde. Jeder Messung wurde eine kurze Beschreibung beigefügt, die zusammen mit den fixierten Stadien die Grundlage zum deskriptiven und vergleichenden Kapitel bilden.

Die Messtechnik entspricht der Anleitung von GAFFREY (1961). Wenn Tiere durch starke Bewegung das Messen erschwerten, verwendete ich den Durchschnitt zweier Messungen. Dies trifft besonders häufig für die Körperlänge (= Kopf-Rumpflänge) zu, welche die grössten Messfehler enthält. Für die Gewichtsmessung kleiner Tiere wurde eine Analysenwaage (Mettler, Typ H 15) verwendet, die eine Ablesung auf 0,1 mg gestattet, für die älteren Tiere eine Waage, die bei einer Grammskala eine Schätzung auf ± 0,1 g erlaubte (Mettler K 5 T). Die adulten Tiere wurden alle in der gleichen Woche vermessen. Gewichtsmaxima und -minima, die im Verlaufe der Arbeit beobachtet wurden, sind darum nicht berücksichtigt worden.

Einzelne Durchschnittswerte, besonders jene der älteren Hausspitzmäuse sind insofern negativ beeinflusst, als einige unterernährte Würfe wegen ihrer Auffälligkeit häufiger vermessen wurden, als ihrer Ausnahmestellung gebührt. Dieser Tatsache wurde in der Darstellung der Kurven Rechnung getragen. Pathologische Fälle, die ohne mein Eingreifen nicht überlebt hätten, wurden zwar als Minimalwerte aufgeführt, für die Durchschnittsberechnung jedoch nicht berücksichtigt. Umgekehrt liegen die Gewichtswerte der *Soricinae* gegenüber Wildtieren möglicherweise etwas zu hoch, da sich durch die sukzessive Verminderung der Jugenzahl das Nahrungsangebot stets zu Gunsten der verbleibenden Jungen verbesserte. Dies scheint besonders für einige Wasserspitzmäuse zuzutreffen, die gegen das Ende der Jugendentwicklung ansehnliches subcutanes Fett aufwiesen.

3. Die Entwicklung von Crocidura russula (Abb. 1, 2, 3, 6; Tab. 1)

C. r. 20. EMBRYONALTAG

Körperform: Der Kopf, von den Embryonalhüllen befreit, ist noch stark brustwärts gerichtet. Nackenbeuge und Scheitelhöcker sind noch deutlich vorhanden. Die Schnauze ist in diesem Stadium auffallend stark zur Stirn abgewinkelt (ca. 130 °). Dem Schwanz fehlt eine typische Schwanzfadenbildung; im Gegensatz dazu ist sie bei *Neomys-Embryonen* stets vorhanden. Der physiologische Nabelbruch ist noch vorhanden.

Integument: Die Haut zeigt in diesem Stadium auch bei fixierten Tieren weder Falten noch Runzeln. Sinushaare: Die Schnurrhaaranlagen der Schnauze treten stark hervor in ca. 10 bestimmbaren Längsreihen, oder ca. 8 Diagonalreihen, die lippenwärts immer undeutlicher werden und auch nasenwärts nicht genau abzugrenzen sind. Zwischen diesen Sinushaaranlagen sind bereits Anlagen von Körperhaaren sichtbar. Auch die übrigen Sinushaaranlagen sind deutlich vorhanden: Auf der Wange eine Gruppe von 2 Haaren, die typisch ist für *Crocidura*, jedoch *Sorex* und *Neomys* völlig fehlt. Ob diese als *Pili zygomatici* oder *Pili angulares* anzusprechen sind, ist auf Grund ihrer intermediären Lage nicht eindeutig zu entscheiden. Am Unterkiefer sind die Anlagen von 4, seltener 3 *Pili*

labiales inferiores deutlich ausgebildet. Ein den Muriden typischer Colliculus piliferus submentalis fehlt den Soriciden. Der *Coll. pilif. ulnaris* ist vorhanden. Haaranlagen der Körperhaare erstrecken sich über den ganzen Rumpf, den Schwanz und z.T. bis auf den Kopf. Auf den Wangen sind wenig Haaranlagen vorhanden, auf Stirn und Scheitel fehlen sie noch, ebenso auf dem distalen Teil der Extremitäten.

Augen: Die fetale Augenspalte ist von aussen nicht mehr erkennbar, nur am Pupillenrand ist an ihrer Stelle eine kleine unpigmentierte Kerbe festzustellen. Der Bulbus ist sehr gross und besitzt ein sehr starkes dunkles Pigmentepithel, das bereits am 13. ET sichtbar wird. Anfänge der zukünftigen Lidverwachsung lassen sich nicht feststellen.

Ohr: Die primitive Scapha ist schräg abstehend nach vorn gerichtet, erreicht jedoch mit ihrem rostralen Rand die vordere Begrenzung der Fossa angularis noch nicht. Auf der Innenseite der Ohrmuschel sind bereits die beiden spitzmaustypischen Hautfalten deutlich ausgebildet. Die obere entspricht der *Plica principalis*, die untere wird durch das *Posteron 6* des Ohrknorpels gebildet (Boas, 1934). Der Meatus acusticus externus ist nach aussen geöffnet. Seine Wände sind jedoch kollabiert, so dass im histologischen Schnittpräparat nur noch teilweise ein reeller Spalt sichtbar ist.

Äussere Genitalien: Der Phallus liegt der Schwanzwurzel eng an. Eine Glans ist nicht abgrenzbar.

Extremitäten: Die Hand wird bereits in Pronationsstellung gehalten. Die Finger sind bis zur Hälfte noch durch eine feine „Schwimmhaut" verbunden. Das Nagelglied ist fein angedeutet. Auf der Palma manus sind die späteren Carpaltuberkel deutlich angelegt. Die Hinterextremitäten sind weniger weit entwickelt, der Fuss im Fersengelenk noch nicht abgewinkelt. Die Zehen sind noch zu 2/3 verwachsen; zudem sind sie viel breiter und unförmiger als die Finger. Auf der Planta pedis fehlen noch sämtliche Andeutungen der Tarsaltuberkel.

C. r. 22 ET

Allgemeines: Die Nackenbeuge und der Scheitelhöcker sind weniger stark ausgeprägt. Der Kopf hat sich mehr von der Brust abgehoben, steht aber immer noch spitzwinklig dazu. Der Rumpf übertrifft den Kopf jetzt stärker an Grösse. Der Schwanz ist nun deutlich länger als die Hinterextremitäten. Bei 2 Embryonen ist der physiologische Nabelbruch nur noch klein, bei den andern ist er ganz zurückgebildet.

Integument: Die Haut liegt noch immer straff dem Körper an. Sinushaare: Die Schnurrhaarpapillen haben sich vergrössert, im Zentrum erscheint ein heller Punkt, die zukünftige Haarspitze. Die Colliculi piliferi haben sich nicht verändert. Die Haaranlagen der Körperhaare haben sich stark vermehrt. Der Kopf ist nun

überall mit Haaranlagen besetzt, einzig der distale Teil der Extremitäten ist noch frei davon.

Augen: Die Lidverwachsung ist bei allen Tieren in vollem Gange. Innerhalb des gleichen Wurfes gibt es alle Übergänge zu 1/3 bis gänzlich verschlossenen Augenlidern. Was DIETERLEN (1963) für Acomys festgestellt hat, gilt auch für Crocidura: Das Unterlid wächst schneller oder früher vor, so dass die Nahtstelle an den oberen Rand der Pupille zu liegen kommt.

Ohr: Die primitive Scapha hat sich etwas vergrössert, die basale Falte (Posteron 6) hat nun den vorderen Rand der Fossa angularis beinahe erreicht und überdeckt den Porus acusticus externus. Soweit sie der Fossa aufliegt, ist sie mit ihr verwachsen.

Nase: Die Nasenlöcher sind durch einen Gewebepropf verschlossen. Auf dem Rhinarium können die ersten Pigmentzellen bei Lupenvergrösserung festgestellt werden.

Mund: 2/3 der Mundspalte sind sekundär verwachsen. Die Zungenspitze ragt bei allen Tieren heraus.

Äussere Genitalien: Der Phallus ragt noch weit vor und ist noch caudal abgebogen. Die Glans ist deutlich ausgebildet.

Extremitäten: Die Finger sind bis zur Basis getrennt, die Nagelglieder sind deutlich abgesetzt. Die Handschwielen sind ausgebildet. Die Fussschwielen sind erst ganz schwach, die Nagelglieder der Zehen nur angedeutet. Die Ferse ist deutlich abgewinkelt.

C. r. 25. ET

Körperform: Die Gestalt hat sich auffällig gewandelt: Der Kopf steht beim fixierten Tier beinahe rechtwinklig zur Brust ab, die Nackenbeuge ist verschwunden. Der Embryo hat sich gestreckt.

Integument: Am ganzen Körper sind quer zur Achse kleine Furchen und Falten aufgetreten. Diese werden zwar vorerst nur duch die Fixation hervorgerufen, sie sind am frischen Embryo nicht sichtbar; das zeigt aber, dass in der Hautstruktur doch starke Veränderungen vorgegangen sind. Sinushaare: Die ersten Schnurrhaare sind durchgebrochen, die längsten betragen 3/4 mm, die Zahl der Haare variiert auf einer Seite zwischen 12 –17. Es ist anzunehmen, dass bereits am Vortag die ersten Haare herausgewachsen sind. Die Haarfollikel der Körperhaare stehen nun viel dichter als im vorigen Stadium.

Augen: Bei allen Tieren ist der Augenverschluss vollständig. Das Pigment schimmert durch die Haut.

Ohr: Die primitive Scapha liegt jetzt stärker dem Kopf an, sie ist jedoch nicht verwachsen. Dafür hat sich die basale Falte direkt über die Fossa angularis

gelegt, so dass trotzdem ein äusserer Verschluss durch einen Teil der Scapha zustande kommt.

Mund: Die Mundverwachsung scheint nun ausgedehnter, weil der Unterkiefer stärker gewachsen ist. Die Zungenspitze ragt deshalb nicht mehr heraus.

Äussere Genitalien: Der Phallus ist zwischen den Geschlechtswülsten eingesenkt, nur noch ein kleiner Teil der Glans ragt aus der Haut.

Extremitäten: Finger und Zehen sind bis fast zum Nagelglied sekundär verwachsen. Das Endglied mit den jetzt grossen Zehenballen ist jedoch in diese Verwachsung nicht einbezogen. Die Nagelanlagen sind stark abgesetzt und oberseits glänzend, was auf einen hauchdünnen Hornanteil schliessen lässt. Das Nagelglied der zweiten Zehe (Hinterfuss) ist bei allen Tieren apikal abgestumpft, die Ränder laufen parallel statt konisch zugespitzt. Diese Ausbildung ist typisch für *Crocidura russula* und konnte an den untersuchten Soricinae nicht festgestellt werden. Bei den adulten Hausspitzmäusen fällt dieser etwas anders geartete zweite Zehennagel weniger auf als bei den Jugendstadien. Möglicherweise handelt es sich hier um eine „Putzkralle", welche phylogenetisch erst im Entstehen ist. Die vier interdigitalen Ballen der Planta pedis sind zwar noch klein, jedoch vollzählig, die beiden tarsalen Ballen sind am wenigsten deutlich. Der Fuss ist jetzt im Talokruralgelenk stärker abgewinkelt.

C. r. 28. ET

Körperform: Die Proportionen entsprechen denen des Neonatus; der Kopf ist jedoch immer noch schwach spitzwinklig zur Brust geneigt.

Integument: Die Haut ist noch „loser" geworden. In der Halsgegend zeigen sich am Lebenden tiefe Falten, und besonders die Körperseiten sind stark gefurcht; dazwischen hat es überall feine Runzeln. Sinushaare: Auf jeder Seite sind etwa 25—30 Schnurrhaare durchgebrochen, die längsten messen 1½ mm. Von den 4 Pili labiales inferiores sind bei einem Tier 2, bei einem 3 und beim dritten alle 4 Haare durchgestossen. Die beiden bukkalen Sinushaare und das Haar des Colliculus piliferus ulnaris sind nun sichtbar. Bei einem der Tiere sind die ersten Körperhaare am Schwanz ausgewachsen, welche die typischen Wimpern der Weisszahnspitzmäuse ergeben.

Ohr: Die primitive Scapha ist noch enger dem Kopf anliegend, jedoch nicht wie bei den Muriden verwachsen.

Mund: Die Lippenverwachsung ist unverändert.

Äussere Genitalien: Der Phallus ist nicht mehr sichtbar, die Bauchhaut bildet an dieser Stelle einen flachen Wulst.

Extremitäten: Die Zehennägel sind verhornt und darum deutlich abgegrenzt. Sie überragen das Nagelbett noch nicht.

C. r. 30 ET

Sehr ähnlich dem folgenden Stadium.

C. r. NEONATUS (1. PT – 31. OT)

Allgemeines: Die Haut ist am lebenden Tier rosa bis hellrot, viel heller als bei *Sorex* oder *Neomys*. Nur die dicken Schnauzenwülste sind blutrot. Bei grossen Individuen ist der Rücken oft leicht pigmentiert, das Rosa erscheint dadurch abgestumpft. Die Haut ist etwas transparent, verschiedene Gefässe schimmern durch, und auf der rechten Körperseite ist die Leber, auf der linken Seite der mit Milch gefüllte Magen erkennbar. Der Körper des fixierten Tieres ist gestreckt, die Rückenlinie verläuft in der Schultergegend konkav. Der Kopf bildet zur Brust einen stumpfen Winkel. Der Schwanz wird bevorzugt zwischen den Extremitäten zum Bauch gelegt. Ein verkrustetes Restchen der Nabelschnur ist nach der Geburt noch mehrere Tage zu sehen. Es wird nicht zu einem einheitlichen Zeitpunkt abgeworfen.

Integument: Die Falten-, Furchen- und Runzelstrukturen haben sich verstärkt; sie sind jetzt auch am lebenden Tier deutlich, wenn auch schwächer als am fixierten. Die Sinushaare sind gewachsen, die längsten Schurrhaare messen 3½ mm, die Bukkalhaare bis 2 mm und von den 3–4 Pili labiales inferiores misst das längste 2 mm. Die feinen Haare entlang der Unterlippe haben zugenommen. Es liegt nahe, dass sie als Spürhaare eine unterstützende Funktion im Zusammenhang mit dem Zitzensuchen haben. Neu sind Körperhaare zwischen den Schnauzenvibrissen aufgetreten. Auf dem Scheitel und Rücken stehen nun überall weit zerstreut die ersten „Wimperhaare". Die Wimperhaare des Schwanzes messen bereits ca. 1 mm und fallen auch dem unbewaffneten Auge auf. Sämtliche Haare sind unpigmentiert. Die Seitendrüse, die an den Embryonen knapp erkennbar war, ist nicht mehr zu identifizieren.

Augen: Die Augen sind fest geschlossen, die Verwachsungslinie der Lidränder liegt beim lebenden Tier etwas vertieft, beim fixierten zieht sich die Nahtstelle durch die Schrumpfung noch stärker ein. *Ohr:* Der Meatus acusticus externus ist durch die basale Hautfalte (Posteron 6) verschlossen, die primitive Scapha steht jedoch etwas nach vorn gedreht seitlich ab. *Nase:* Die Pigmentation hat zugenommen, ist aber auf das Rhinarium beschränkt. *Mund:* Die Lippenlänge vom Mundwinkel zur Lippenspitze am Unterkiefer beträgt ca. 4 mm. Davon sind 2½—3 mm mit der Oberlippe verwachsen, der vordere Teil bleibt frei.

Äussere Genitalien: Die Genitalregion ist wieder flach geworden, die äusseren Geschlechtsorgane haben sich ganz unter die Bauchdecke verlagert, so dass in diesem Stadium After und Urogenitalöffnung gemeinsam nach aussen münden.

Die *Extremitäten* werden mit angewinkelten Gelenken seitlich vom Körper

gehalten. Die Zehen sind nach wie vor verwachsen, die Endballe bleibt frei. Die Nägel überragen deutlich das Nagelbett.

Verhalten: Die neugeborenen Hausspitzmäuse sind viel beweglicher als die neonaten Waldspitzmäuse. Mit Hilfe der Vorderextremitäten vermögen sie sich auf flacher Unterlage fortzubewegen. Dabei wird eine bilaterale Haltung eingenommen. Die Hinterbeine dienen lediglich als Stabilisatoren. Bei Ermüdung verlieren die Tiere jedoch das Gleichgewicht und kippen auf die Seite. Der Schwanz wird ausschliesslich unter den Bauch geschlagen, was noch der Embryonalhaltung entspricht. Der Kopf pendelt oft hin und her, wobei es sich wohl um Orientierungsversuche handelt. Ausserdem werden hohe, nicht sehr starke „si - si - si - si -" Laute abgegeben, sobald die Neugeborenen aus dem warmen, vertrauten Nest herausgeholt werden. Dabei wird der Mund soweit als möglich geöffnet und die seitliche Lippenverwachsung stark gedehnt.

C. r. 2. PT

Allgemeines: Die Haut ist pigmentreicher geworden, bei den grösseren Tieren mit deutlichem Grauanflug, wobei die Rosatönung noch überwiegt. Sie ist jetzt weniger durchsichtig. Die Ohrmuschelfalte steht nun rechtwinklig ab, so dass bei Seitenansicht die beiden Hautfalten deutlich sichtbar sind.

Integument: Das längste Sinushaar der Oberlippe misst bis 4 mm, das der Unterlippe ca. 1½ mm, das der Wange ca. 2 mm. Vereinzelte Wimperhaare sind nun auch auf dem Bauch zu finden. Die Spürhaare entlang den Lippenrändern haben zugenommen. Auf dem Mittelfinger sind an der Nagelbasis zwei erste Haare aufgetreten. Alle Haare sind noch unpigmentiert.

Extremitäten: Das Tier krabbelt noch immer nur mit den Vorderextremitäten, die Hinterbeine werden für die Balance benutzt und wenn nötig seitlich abgespreizt. Die Zehen sind noch verwachsen. Auf der Hand- und Fussunterseite treten die Hautschuppen reliefartig vor.

Verhalten: Die Jungen versuchen bereits, bei der dargebotenen Hand unter die Finger zu kriechen („Spaltenbohren" und Wärmeschutz). Der Kopf kann senkrecht aufgerichtet werden. Der Schwanz wird jetzt oft seitlich neben dem Körper nach vorn gestreckt.

C. r. 3. PT

Allgemeines: Die Pigmentierung auf dem Rücken hat zugenommen, bei den etwas „schnelleren" Tieren dominiert bereits der Grauton über das Rosa. Der Bauch ist bei allen weiterhin rosa, jedoch nicht mehr transparent. Der Rumpf ist fein runzelig, am Übergang zu den Extremitäten und am Hals faltig lose (Bewegungsfalten). Augen-, Ohr- und Lippenverschluss sind unverändert.

Integument: Die Sinushaare der Oberlippe sind bis 5 mm lang, Unterlippen- und Bukkalhaare messen bis 2½ mm. Das Ulnarhaar ist kurz, nur ca. 0,7 mm lang. Am Kinn und zwischen den Schnurrhaaren stehen schon sehr dicht feine, unpigmentierte Spürhaare. Die Wimperhaare auf Rücken und Bauch stehen weit zerstreut. Auf Hand- und Fussrücken spriessen die ersten Haare, die, obwohl sie noch sehr kurz sind, schon ein starkes Pigment aufweisen. Am Schwanz stossen nun ebenfalls, vorerst auf der Ventralseite, die ersten Haare durch, von distal nach proximal, wobei allerdings die äusserste Spitze im Gegensatz zu *Sorex* vorläufig haarfrei bleibt. Die Haare des Schwanzes und der Extremitäten können je einer Hautschuppe zugeordnet werden, die Schuppen treten jedoch erst zu einem späteren Zeitpunkt deutlich hervor. *Extremitäten:* Die Zehen sind bei den meisten Tieren noch vollständig verwachsen, einzig der V. Strahl beginnt als erster sich etwas abzuspreizen und distal abzutrennen.

Verhalten: Die Tiere können sich rasch vom Rücken auf den Bauch wenden. Auf der flachen Waagschale kriechen sie nie über die Kante hinaus. Stimme: die gereihten Laute der Verlassenheit sind lauter und eindringlicher geworden, obwohl die gleiche Tonhöhe beibehalten wurde. Die Rufe sind auf mehrere Meter Distanz gut hörbar.

C. r. 4. PT

Allgemeines: Die Rückenfarbe ist grau, der Schnurrhaarwulst und der Bauch der Tiere sind dagegen noch auffällig rosa. Augen- und Ohrverschluss sind noch vollständig, die Ohrmuschel ist jedoch zurückgeklappt. Die Lippenverwachsung ist bei allen Tieren deutlich etwas gelöst, jedoch nirgends vollständig.

Integument: Die Schnurrhaare messen 5—6 mm. Die Wimperhaare sind weiterhin unpigmentiert. Die Basen der Haare der Schnauzenwülste sind stark pigmentiert. Die Extremitätenbehaarung erstreckt sich dorsal nun auch auf die Finger, ventral bis zu den Sohlenballen. Die Behaarung der Hinterextremitäten liegt deutlich um einen halben Tag in der Entwicklung zurück. Der Schwanz ist nebst den Wimperhaaren nun vollständig von feinsten, ca. 0,2 mm langen Härchen bedeckt.

Extremitäten: Die Abtrennung des V. Strahles hat bei allen Tieren begonnen.

Verhalten: Die Hinterextremitäten sind so erstarkt, dass die Tiere für kurze Zeit den Körper von der Unterlage abheben können. Die ersten Fluchtreaktionen treten auf: Die Tiere laufen in gerader Richtung weg, wobei sie ohne Beachtung über den Rand der Waagschale hinaus kriechen und herunterfallen. Vor Hindernissen wird gewendet oder rückwärts ausgewichen. Häufig wird das von FRANK (1954) beschriebene „Spaltenbohren" beobachtet.

C. r. 5. PT

Allgemeines: Die Dorsalseite von Kopf, Rumpf, Extremitäten und Schwanz sind jetzt hellgrau, jedoch noch ohne braune Tönung, die Bauchhaut ist noch

immer blassrosa. Die Scapha, nun noch weiter zurückgeklappt, ist fleischig dick und unbehaart. *Mund:* in vielen Fällen ist die Verwachsung der Lippen gelöst, manchmal ist im Mundwinkel noch ein feines Häutchen vorhanden, im Maximum beträgt die Verwachsungsnaht noch 2 mm.

Integument: Die längsten Sinushaare der Oberlippe messen 5—6 mm, die Wangen- und Unterlippenhaare sind bis zu 3 mm lang, das Haar des Coll. pil. ulnaris hat eine Länge von ca. 1½ mm. Die Wimperhaare des Schwanzes messen bis 2½ mm, die des Rückens höchstens 2 mm. Die Schwanz- und Extremitätenbehaarung sprosst jetzt kräftig, pro Hautschuppe jedoch vorerst immer nur ein Haar. Einzig an den Vorderextremitäten sind einige Sekundärhaare zu finden. Auf dem Scheitel sprosst der erste feine Pelz, was zur Folge hat, dass an dieser Stelle ganze Hautfetzchen durch die Haarspitzen losgelöst und abgestossen werden. Dieser „Häutungsprozess" geht dem eigentlichen Pelzdurchbruch als sicheres Kennzeichen unmittelbar voraus. *Extremitäten:* Die Schwielen der Palma und Planta sind deutlich bräunlich pigmentiert. Die Zehenverwachsung wird schrittweise reduziert, der erste und der letzte Strahl sind teilweise abgetrennt. Die mittleren sind noch ganz verwachsen.

Verhalten: Behendes Gehen mit von der Unterlage abgehobenem Bauch wird entwickelt. Eine neue Ausdrucksform ist inzwischen herangereift: neben dem ursprünglichen Laut der Verlassenheit kommt bei sehr grosser Ängstlichkeit ein heiserer Ton dazu, so dass die Stimme am besten mit „sri - sri - sri -" wiedergegeben wird. Von FRANK (1954) wird dieser Ruf bei jungen Feldspitzmäusen als „Schnärpsen" bezeichnet.

C. r. 6. PT

Allgemeines: Die Tiere sind in der Farbe noch dunkler geworden. Augen und Ohren sind verschlossen. Beim grössten Teil der Tiere ist die Mundverwachsung vollständig gelöst.

Integument: Die Schnurrhaare messen 6—7 mm. Sie sind an der Basis pigmentiert; ebenso ist die Basis der dorsalen Wimperhaare braun. Die Ohrmuschel ist noch unbehaart. Auf dem Dorsum manis und pedis sind die Schuppen wegen ihrer braunen Pigmentierung deutlich sichtbar geworden, meistens ist das Primärhaar bereits von 2 Sekundärhaaren begleitet. Anders verhält es sich beim Schwanz, wo die kaum pigmentierten und daher nur undeutlich erkennbaren Schuppen erst das Primärhaar tragen. Auf der Dorsalseite des Kopfes und des Rückens sprosst jetzt ein Teppich feiner Haare wie Samt aus der Haut. Die schon am Vortag festgestellte Häutung, die dem Prozess vorangeht, ist nun oft auf dem Rücken festzustellen und wandert fortschreitend caudalwärts. *Extremitäten:* Die Zehentrennung ist bei der Mehrzahl der Tiere bis zu einem Drittel vollzogen. Die 1. und 5. Zehe sind oft schon ganz abgetrennt. Die grossen Schuppen der

Palma und Planta sind jetzt deutlich blassbraun pigmentiert. *Verhalten:* Rufe und Bewegungsart sind gleich wie am Vortag. Ausnahmsweise konnte bei einem Wurf die erste Karawanenbildung beobachtet werden.

C. r. 7. PT

Allgemeines: Die Rückenfarbe ist grau, der Bauch meist noch grau-rosa. Die Augen sind noch verschlossen. Die fleischige Ohrmuschel ist ganz zurückgeklappt und nach hinten anliegend. Die beiden Falten der Scapha lösen sich voneinander, ohne jedoch den äusseren Gehörgang frei zu geben. *Integument:* Die längsten Schnurrhaare messen bis 7 mm. Auf dem Rand der Scapha und den Falten treten die ersten Haare auf. Die Häutungslinie verläuft entlang der Körperseite; Scheitel und Rücken sind von einem samtartigen, kurzen Pelz bedeckt, während am Bauch nur Wimperhaare zu finden sind. Bei den Weibchen sind die Zitzen sichtbar, die Seitendrüsen dagegen lassen sich bei beiden Geschlechtern kaum lokalisieren. *Extremitäten:* Bei vielen Tieren sind die Zehen zu 2/3 getrennt, bei einigen ist die Trennung bereits vollständig. *Verhalten:* Die Tiere gehen stelzbeinig mit vom Boden abgehobenem Bauch. Die meisten Tiere sind nun in der Lage, bei Störung eine Karawane zu formieren. Diese Verhaltensweise ist noch nicht völlig ausgereift, und deshalb misslingt das Zufassen oft beim ersten Versuch.

C. r. 8. PT

Allgemeines: Durch das kurze Pelzchen auf dem Rücken und den Flanken erscheint das Tier in einem silbrig seidigen Glanz. Die Augen sind bei den meisten Tieren noch fest verschlossen, bei einigen kündigt sich der Öffnungsvorgang durch ein glitzerndes Tröpfchen Tränenflüssigkeit an, jedoch oft erst einseitig. Die basale Ohrmuschelfalte hat sich von der Unterlage ganz abgelöst. Damit wird das Cavum conchae und der Porus acusticus externus freigelegt. Auf der Rückseite der Ohrmuschel wird entlang ihrem Ansatz eine unpigmentierte Furche sichtbar, die zeigt, dass auch auf dieser Seite Lösungsvorgänge stattfinden. Die Zahnanlagen der Fangzähne sind als kleine Vorwölbungen im Zahnfleisch sichtbar. *Integument:* Die Schnurrhaare sind bis 8 mm lang. Bei vielen Tieren häutet sich nun die Ventralseite und bei einzelnen spriesst bereits ganz fein der Bauchpelz. Am Schwanz treten die ersten „Sekundärhaare" zu den Schuppen auf. Die Seitendrüse ist als weniger stark pigmentierter Fleck sichtbar und ist besonders bei stark behaarten Tieren gut zu erkennen. *Extremitäten:* Beim grössten Teil der Tiere sind die Zehen ganz getrennt. *Verhalten:* Die Tiere kratzen sich fleissig (z.T. sind sie mit Milben behaftet) und gähnen oft. Die Karawanenbildung gelingt jetzt auf Anhieb, auch wenn die Tiere zum ersten Mal in diese Situation kommen.

C. r. 9. PT

Allgemeines: Die Spitzmäuse erwecken, da sie nun ganz behaart sind, einen adultähnlichen Eindruck. Der Rücken ist graubraun; seitlich verläuft eine scharfe

Übergangslinie zur hellgrau pigmentierten Bauchhaut mit dem noch weissen Bauchpelz. *Augen:* Bei der Hälfte der Tiere sind beide Augen geöffnet oder doch so weit offen, dass Tränenflüssigkeit durchtreten kann. Die Augenlider sind jetzt stark behaart. Die Ohrmuschel strukturiert sich weiter, indem sich die Hautfalten noch stärker voneinander trennen. *Integument:* Die längsten Schnurrhaare sind 9—10 mm lang. Der Rückenpelz wird kräftiger; die Haare sind ca. 1 mm lang, werden aber noch auffällig von den ca. 3,5 mm langen Wimperhaaren überragt. Diese Wimperhaare des Rumpfes werden nach Toldt (1910) als Leithaare bezeichnet. Die Bauchbehaarung ist noch kurz, samtartig und unpigmentiert. Der etwas verbreiterte Zehennagel fällt nicht mehr auf, obwohl er etwas anders gestaltet ist als die übrigen Krallen. *Verhalten:* Mit dem Öffnen der Augen geht ein gesteigertes Fluchtverhalten einher. Bei Annäherung mit der Hand flüchtet das Tier mit grosser Geschwindigkeit, ohne auf Hindernisse zu achten.

C. r. 10. PT

Allgemeines: Bei 4/5 der Tiere sind die Augen offen oder deutlich am Aufgehen. Die Ohrmuschel wird dünner und ist nun stärker behaart. Die Zähne stehen unter dem Zahnfleisch reliefartig vor, sind aber noch nicht durchgebrochen. *Integument:* Die längsten Schnurrhaare messen 10—11 mm, die kleinsten Unterlippenhaare sind 3 mm, die längsten 5 mm lang, die Bukkalhaare 5—6 mm und das Tasthaar des Unterarmes 2,5 mm. Die Basis der Bauchhaare ist grau gefärbt, so dass durch die darüber liegenden unpigmentierten Haarspitzen ein heller Silberglanz entsteht. Die Schwanzschuppen sind kaum abzugrenzen, es entsteht daher noch keine Schwanzringstruktur. Die Fussschwielen sind jetzt hellbraun, ihre Spitzen sind jedoch weniger pigmentiert. Auf der Fussohle stehen vereinzelte Haare. *Verhalten:* Angefasste Tiere geben häufig Kot von grüner Farbe ab.

C. r. 11. PT

Allgemeines: Die adultähnlichen Tiere sind schwer von den 10-tägigen Jungen zu unterscheiden. Die Augen sind normalerweise vollständig geöffnet. Die Ohrmuschel macht nur noch feine quantitative Veränderungen durch. Die besten Merkmale zur Altersdatierung liefert die Zahnentwicklung. Die Incisivenspitzen sind durch das Zahnfleisch hindurch deutlich sichtbar. *Integument:* Auf Hand- und Fussrücken sind die Hautschuppen durch eingelagerte Pigmente abgegrenzt, am Schwanz lassen sich Schuppen erst an der äussersten Spitze erkennen. Die längsten Schnurrhaare messen 11—12 mm. Der vorderste Abschnitt des Unterkiefers ist nur mit Spürhaaren besetzt. Auf der Medianlinie zwischen den Kieferästen ist ein brauner Fleck aufgetreten, der bis zur Kieferspitze fein ausläuft. Die Haare des Rückenpelzes messen jetzt 2—3 mm. Die Wimperhaare sind nicht

mehr deutlich zu erkennen, obschon sie Längen bis zu 6 mm erreichen, weil sie dem Pelz flach anliegen.

C. r. 12. PT

Zahnentwicklung: Die Incisiven haben das Zahnfleisch noch nicht durchstossen. *Integument:* Die längsten Schnurrhaare messen 12—13 mm. Die Haut des Unterkiefers ist stärker pigmentiert, so dass der Bulbus der Tasthaare als heller Kreis erscheint. Der gegenseitige Haarabstand beträgt 0.2—0.4 mm. Die durch Hautschuppen verursachte Schwanzringstruktur ist jetzt bis zur Basis deutlich. *Verhalten:* Die Tiere reissen oft das Maul auf, als wollten sie beissen. Im Käfig finden sie sich selbständig zurecht, und die Karawanendbildung ist in dieser vertrauten Umgebung kaum mehr auszulösen.

C. r. 13. PT

Zahnentwicklung: Bei über 50% der Tiere sind die Spitzen der oberen I^1 durch die Gingiva hindurchgedrungen, die der unteren dagegen noch nicht. Mitverantwortlich für diesen Unterschied ist sicher die steilere Zahnstellung der oberen Incisiven.

C. r. 14. PT

Neben den oberen sind nun auch die unteren Incisivenspitzen durchgestossen. Von den 4 Sinushaaren der Unterlippe sind die Basen der 3 grösseren erstmals pigmentiert. Die längsten Schnurrhaare messen ca. 14 mm.

C. r. 15. PT

Die *Zahnspitzen* sind etwas weiter durch das Zahnfleisch gedrungen, deutlich sind die Spitzen des oberen Prämolaren sichtbar. Die maximale Schnurrhaarlänge beträgt ca. 15 mm; die bukkalen Sinushaare sind ca. 8 mm, die der Unterlippe 3—7 mm und die des Unterarmes 3,5 mm lang. Die Wimperhaare des Schwanzes messen bis 5 mm, Zufallsproben vom Rücken 7—8 mm, während die normalen Wollhaare des Rückens 4—6 mm messen. *Verhalten:* Ein Teil der Tiere ist nun erstmals bissig: mit ihren winzigen Zahnspitzchen beissen sie tüchtig zu.

C. r. 16. PT

Am Oberkiefer sind I^3 und C noch nicht durgedrungen, am Unterkiefer fehlt oft noch der Caninus. Die Fangzähne sind manchmal bereits bis zur Hälfte freigelegt. Die längsten Schnurrhaare haben eine Länge von 16—17 mm erreicht, von diesem Zeitpunkt an erfolgt nur noch ein geringer Zuwachs. *Verhalten:* Ausnahmsweise wird ein Tier erstmals beim Fressen beobachtet.

C. r. 17. PT

Alle *Zahnspitzen* sind durch das Zahnfleisch hindurch gedrungen. *Verhalten:* Die meisten Tiere können erstmals beim Fressen beobachtet werden. Es werden 1—2 Mehlwürmer gefressen, wobei die Jungen oft neben der Larve in den Fressnapf beissen. Im Wurf mit den 11 Jungen, die sicher etwas zuwenig Milch bekommen haben, werden die Mehlwürmer der Mutter gierig aus dem Maul gerissen. Diese wehrt sich nur schwach dagegen, versucht aber unermüdlich selbst weiter zu fressen. Dieser Vorgang ist vielleicht als eine mögliche Vorstufe zur aktiven Fütterung zu bezeichnen.

C. r. 18. PT

Die Zähne werden sukzessive weiter freigelegt. Nur die Hinterseite der Fangzähne ist weiterhin mit Zahnfleisch bedeckt. Junge, deren Mutter weggenommen wird, können in diesem Alter überleben, d.h. auch wenn sie noch saugen, sind sie doch nicht mehr auf die Muttermilch angewiesen. *Verhalten:* Aus dem Nest genommene Junge lassen den Ruf des Verlassenseins nicht mehr hören, sie wehren sich beissend und geben nur schrille Angstlaute von sich, wenn sie grob angefasst werden.

C. r. 19. PT

Die Rückbildung der Gingiva geht allmählich weiter.

C. r. 20. PT

Das Gebiss ist vollständig freigelegt. Die Tasthaare des Unterkiefers sind an der Basis grau pigmentiert. Die längsten Schnurrhaare messen 16—18 mm, die Wangenhaare 9 mm. Unterlippenhaare: das kürzeste misst ca. 2,5 mm, das längste 8 mm. Meistens sind deren 4, seltener 3 vorhanden. In diesem Zustand ist die Selbständigkeit erreicht. In Gefangenschaft bleiben die Spitzmäuse im Familienverband, selbst wenn ein neuer Wurf nachrückt.

4. Die Entwicklung von Sorex araneus (Abb. 1, 2, 4, 6; Tab. 2)

S. a. NEONATUS (= 1. PT = 21. OT)

Allgemeines: Die neugeborenen Waldspitzmäuse können sich noch nicht in Bauchhaltung stabilisieren. Sie liegen bei flacher Unterlage auf der Seite. Bei gekrümmtem Rücken wird der Kopf mit Vorliebe spitzwinklig zur Brust geneigt. Diese Haltung entspricht noch derjenigen eines aus den Embryonalhüllen befreiten Embryos. Die Ausbildung eines Schwanzfadens konnte bei dieser Art nie beobachtet werden, er fehlt zumindest allen Postnatalstadien.
Integument: Die Haut ist blutrot und etwas transparent. Der Magen schimmert weiss durch; ferner ist die Leber als dunkel Masse erkennbar. Die Struktur der

Haut ist runzelig, kreppartig, am lebenden Tier ohne Bewegungsfalten. Diese treten erst bei der Fixierung auf. Die am Embryo sehr deutlichen Körperhaaranlagen sind durch die kurze Zeit vor der Geburt eintretenden Hautveränderungen etwas undeutlicher geworden. Sinushaare: Allen Tieren fehlen sämtliche Sinushaare (nur eine einzige Ausnahme wurde beobachtet). Wenn solche bei fixierten Tieren manchmal anzutreffen sind, so deshalb, weil durch die Fixation die Haut schrumpft und die Schnurrhaare postmortal die Epidermis durchstossen.
Augen: Die Lider sind verwachsen, das Pigment des Auges scheint als dunkler Fleck durch die Haut. *Ohr:* Die Ohrmuschel, die beim Embryo bereits fein differenziert mit den beiden Hautfalten ausgebildet ist, verschwindet beim Neonaten fast ganz in der Haut. Sie ist nach vorn geklappt und nur wenig vorstehend. Der Rand der Scapha ist nicht verwachsen, der Gehörgang ist ebenfalls wie bei der Hausspitzmaus durch die basale Hautfalte (Posteron 6) verschlossen. *Mund:* Die Lippenränder sind verwachsen und lassen nur vorne eine kleine Öffnung zum Fassen der Zitzen frei. *Äussere Genitalien:* Der Phallus ragt zapfenartig vor. Die Glans ist deutlich gegen den Schaft abgegrenzt.
Extremitäten: In der Normalhaltung bilden sämtliche Gelenke stumpfe Winkel. Die Hinterextremitäten sind nur schwach nach innen rotiert. Die Zehen sind bis zu den Zehenballen sekundär verwachsen, nur die Nagelanlagen bleiben voneinander getrennt. Die Verwachsung ist vollständiger als bei Crocidura, die Hand gleicht einem Palettenstadium, die einzelnen Strahlen sind jedoch deutlich erkennbar. Die Sohlenballen sind alle ausgebildet, sie waren embryonal aber deutlicher strukturiert.
Verhalten: Die Extremitäten werden noch kaum gebraucht; während die vorderen rudernde Bewegungen ausführen, bleiben die hinteren vollkommen still. Trotzdem kann sich das Neugeborene fortbewegen, indem es auf dem Rücken liegend starke, windende Bewegungen mit dem ganzen Rumpf ausführt. Eine gerichtete Fortbewegung scheint noch nicht möglich. Stimme: Es konnten keine Laute gehört werden.

S. a. 2. PT

Allgemeines: Die typische Embryonalhaltung ist nicht mehr zu beobachten, der Kopf wird in einem stumpfen Winkel zur Brust gehalten.
Integument: Die Haut ist heller geworden und nicht mehr so transparent. In der Halsregion und am Übergang zu den Extremitäten treten Hautfalten auf. Sinushaare: Ein Teil der Schnurrhaare ist durchgebrochen, oft in deutlichen 8 Längs- oder 8 Querreihen angeordnet. Die längsten messen 0,5 mm. Am Unterkiefer sind bei fixierten Tieren die ersten Spitzchen von 2 Pili labiales inferiores sichtbar, am lebenden Tier wurden sie nicht beobachtet, und es ist anzunehmen, dass sie als Folge der Fixierung durch die Haut gedrungen sind. Andere Haare fehlen noch vollständig. Es muss jedoch darauf hingewiesen werden, dass sowohl bei *Sorex*

wie bei *Neomys* keine bukkalen Sinushaare vorkommen. Die Seitendrüsen sind am lebenden Tier nicht zu erkennen, am fixierten treten sie deutlich in Erscheinung. *Transitorische Verschlüsse:* Augen, Ohr- und Lippenverschluss sind noch vollständig. *Äussere Genitalien:* Obwohl der Phallus noch weit vorragt, hat er sich bereits etwas in die Bauchdecke eingesenkt. *Verhalten:* Die Tiere sind etwas geschickter geworden. Für kurze Zeit vermögen sie sich auf dem Bauch zu halten. Bei ihrer windenden Fortbewegungsweise spielen die Vorderextremitäten eine grössere Rolle.

S. a. 3. PT

Allgemeines: Die Tiere vermögen sich über längere Zeit auf dem Bauch in bilateraler Stellung im Gleichgewicht zu halten und sich mit allen Extremitäten seitlich abzustützen. *Integument:* Die noch unpigmentierte Haut ist rosa. Die Schnurrhaare haben eine Länge von 3/4 mm, ihr Zuwachs ist auffallend gering. Von den Sinushaaren der Unterlippe sind jederseits 3 am fixierten Tier sichtbar, am lebenden Objekt sind sie ebenfalls zu erkennen. Andere Haare sind noch nicht aufgetreten. *Ohr:* Die Ohrmuschel ist etwas stärker vortretend und steht als runder Wulst senkrecht ab. *Transistorische Verschlüsse:* Die Verschlüsse von Augen, Ohren und Lippen sind noch vollständig. *Extremitäten:* Die Zehen sind noch ganz verwachsen. Die Nägel der Hand sind erstmals ganz wenig vorstehend.

S. a. 4. PT

Allgemeines: Der Körper ist zwar noch rosa, doch zeigt die Dorsalseite durch feine Pigmentation einen geringen bräunlichgrauen Unterton. *Ohr:* Die Ohrmuschel ist immer noch sehr kurz, die beiden Hautfalten sind gleich hoch wie der äussere Rand der Scapha. *Integument:* Die Schnurrhaare stehen in ca. 12 Längsreihen. Die längsten Sinushaare messen erst 1 mm. Am Unterkiefer sind beidseitig alle 4 Sinushaare durchgebrochen. Sie haben eine Länge von ca. ¼ mm. *Äussere Genitalien:* Der Phallus ist im Verhältnis kleiner geworden. Er hat sich tiefer in die Bauchhaut eingesenkt. *Extremitäten:* Die Zehen sind noch vollständig verwachsen. Die Nägel überragen das Nagelbett deutlich. *Verhalten:* Die Hinterextremitäten werden zur Fortbewegung noch kaum gebraucht; sie haben lediglich abstützende Funktion zur Erhaltung des Gleichgewichtes.

S. a. 5. PT

Allgemeines: Dieses Stadium könnte nach rein äusserlichen Merkmalen der Geburtsreife der typischen Nesthocker (Hausmaus und Laborratte) entsprechen. Die Bedeutung dieser Tatsache wird im III. Kapitel ausführlich besprochen. *Integument:* Der Rücken ist schwach pigmentiert. Die Schnurrhaare sind rostral gegen das Rhinarium noch nicht vollzählig durchgebrochen. Die längsten messen nur ca. 1¼ mm. Das ulnare Sinushaar sowie normale Körperhaare fehlen noch

immer. *Transitorische Verschlüsse:* Die Verwachsungen von Augen, Ohren und Lippen sind noch vollkommen, ebenso die Verwachsung der Digiti. *Verhalten:* Die Tiere scheinen noch sehr kraftlos. Der Kopf wird kaum von der Unterlage abgehoben. Die Vorderextremitäten werden oft seitlich abgespreizt und die Hinterextremitäten gerade nach hinten gestreckt, so dass das Dorsum pedis auf der Unterlage ruht, eine Stellung, die bei *Crocidura* normalerweise nicht beobachtet werden kann.

S. a. 6. PT

Allgemeines: Die Dorsalseite ist rosagrau, die Schnauze bereits bräunlich pigmentiert. *Integument:* Die längsten Schnurrhaare messen 2 mm. Es scheint, dass nun alle durchgebrochen sind. Die kürzesten finden sich neben dem Rhinarium. Nun ist auch das Haar des Col. pil. ulnaris sichtbar. Andere Körperhaare fehlen noch. Einzig bei einem Wurf sind ausnahmsweise bereits einige Haarspitzchen auf dem Rücken zu erkennen. Die Seitendrüse ist nun auch am lebenden Tier sehr auffällig. Auf der Dorsalseite der Hände und Füsse erscheint schwach reliefartig die Schuppenstruktur der Haut. Die *transitorischen Verschlüsse* sind unverändert. *Äussere Genitalien:* Von der Glans ist nur noch die Spitze sichtbar. Die Bauchdecke ist in der Genitalregion etwas aufgewölbt. *Verhalten:* Es kann immer noch keine wirkungsvolle Fluchtreaktion festgestellt werden. Die Tiere liegen meistens apathisch auf der Unterlage oder versuchen etwas herumzukrabbeln.

S. a. 7. PT

Allgemeines: Neben der immer stärker werdenden Pigmentierung fällt das Haarwachstum auf! *Integument:* Die längsten Schnurrhaare, die an der Basis schwach pigmentiert sind, messen 2,5 mm, die Sinushaare des Unterkiefers höchstens 0,5 mm, das Tasthaar des Unterarmes ca. 0,75 mm. Entlang den Unterlippen sind jetzt viele unpigmentierte Tasthaare aufgetreten. Im Gegensatz dazu erscheinen zwischen den Schnurrhaaren sehr feste dunkelbraune Körperhaare. Auf der Dorsalseite von Kopf und Rumpf treten die ersten schwach pigmentierten Haare durch. Der gegenseitige Haarabstand beträgt ca. 0,25 bis 0,5 mm, auf der Seitendrüse stehen die Haare etwas dichter. Die Ventralseite ist nun auch ganz schwach behaart. Am Schwanz sind ebenfalls ganz kurze Härchen aufgetreten, nur an der Schwanzspitze finden sich verhältnismässig lange Haare. Die Hautschuppenstruktur der Extremitäten hat sich verstärkt. Auf der Dorsalseite der Hand und am Übergang vom Unterschenkel zum Dorsum pedis sind ebenfalls die ersten Haare durchgebrochen, während sie auf den Finger und Zehen noch ganz fehlen. *Äussere Genitalien:* Der Phallus hat sich ganz in die Bauchdecke eingesenkt.

S. a. 8. PT

Integument: Schnauzenwülste, Extremitäten und Schwanz sind dunkelgrau, der Rücken ist noch etwas weniger stark pigmentiert. Sinushaare: Die hintersten Schnurrhaare jeder Längsreihe sind ziemlich lang (ca. 3 mm), das nächstvordere oft schon viel kürzer (ca. 1,5 mm), dafür sind die Unterlippensinushaare weniger unterschiedlich, das hinterste ca. 3/4 mm, das kleinste vorderste ca. ½ mm lang. Sie lassen sich in diesem Stadium kaum von den benachbarten Tasthaaren unterscheiden, die auf dem ganzen vordern Unterkieferabschnitt zu finden sind. Die Rücken-, Bauch- und Schwanzbehaarung ist etwas stärker als am Vortag. Auf den Finger und Zehen fehlen die Haare noch immer, einzig bei einem Tier treten die ersten Haare an der Endphalanx des Mittelfingers auf. Die Augenlider und die Scapha sind noch unbehaart. *Mund:* Die Lippenverwachsung beginnt sich zu lösen, ca. die Hälfte der Mundspalte ist noch verwachsen. *Verhalten:* Die Tiere brauchen zum Kriechen jetzt auch die Hinterbeine. Der Bauch wird jedoch noch nicht von der Unterlage abgehoben.

S. a. 9. PT

Integument: Die Haare sind stark gewachsen. Die längsten Schnurrhaare messen ca. 3,5 mm, die dazwischen liegenden Haare sind nahezu schwarz und bis fast 1 mm lang. Die Sinushaare des Unterkiefers sind noch unpigmentiert, ebenso die meisten Tasthaare dieser Region und die feinen Körperhaare des Bauches. Auf der Dorsalseite spriessen die braun pigmentierten Haare rasenartig. Am Schwanz ist die Schuppenstruktur fein sichtbar geworden. Hinter jeder Schuppe steht ein dazugehöriges Haar. Hände und Füsse sind allseitig behaart, die Finger und Zehen tragen hauptsächlich am Endglied hinter der Nagelwurzel Haare. An den Vorderextremitäten ist die Behaarung von der Körperhaut zum Unterarm durchgehend, an den Hinterextremitäten ist der obere Teil des Unterschenkels unbehaart. Bei den Weibchen sind die Zitzen sehr deutlich sichtbar.
Augen: Die Lider sind noch verschlossen. Sie sind frei von Haaren; diese fehlen aber auch in der Gesichtsregion zwischen Auge und Schnurrhaarwulst. *Ohr:* Der Gehörgang ist noch verschlossen und verdeckt. Immerhin deuten sich gewisse Lösungsvorgänge an: die beiden Hautfalten der Ohrmuschel sind durch vertiefte Furchen stärker voneinander abgetrennt. Auf der wulstartigen Scapha hat sich nun eine deutliche Kante ausgebildet, die scharf Vorder- und Hinterseite voneinander trennt. Die beiden Hautfalten und die Innenseite der Scapha weisen einige stark pigmentierte Haare auf. *Mund:* Von der fast 4 mm langen Mundöffnung sind noch 1,5 mm verwachsen. *Extremitäten:* Die Verwachsung der Phalangen ist noch vollständig. Die grossen Hautschuppen der fast haarfreien Sohlen sind stark reliefartig herausgebildet. *Verhalten:* Erstmals konnte ein schriller „Pfiff" gehört werden, nachdem ein Junges zu seinen Geschwistern ins Nest zurückgelegt

worden war. Nach ZIPPELIUS (1958) muss es sich dabei um eine Schreckreaktion der Geschwister handeln.

S. a. 10. PT

Integument: Die längsten Schnurrhaare messen ca. 4 mm; das längste Sinushaar der Unterlippe misst 2 mm und ist damit wieder deutlich von den umliegenden Tasthaaren unterscheidbar. Der Rückenpelz spriesst nun samtartig, er ist jedoch nicht sehr dicht, so dass noch sämtliche Hautstrukturen sichtbar sind. Die unpigmentierten Bauchhaare erwecken noch keinen pelzartigen Eindruck. Auffällig sind die etwas über einen Millimeter langen endständigen Schwanzhaare, die einen schwachen Pinsel andeuten. Diese fehlen bei Crocidura und Neomys in derart deutlicher Ausbildung. Auf der Dorsalseite von Hand und Fuss sind zu den primär durchgebrochenen Haaren pro Schuppe noch 2 kurze Begleithaare hinzu getreten. Auf den noch verwachsenen Finger und Zehen stehen erst ganz wenig Haarspitzchen. Auf der Seitendrüse haften auffällig viele Schmutzpartikel; es hat den Anschein, als würden bereits Sekrete ausgeschieden. Die *Lippenverwachsung* hat sich weiter gelöst, bei einem Wurf ist sie vollständig zurückgebildet. *Verhalten:* Die Tiere krabbeln schon recht schnell umher. Das Nest wird aber nie verlassen.

S. a. 11. PT

Integument: Es sind nur quantitative Unterschiede festzustellen. Die längsten Schnurrhaare messen 4,5 mm. Erstmalig sind auf der Rückseite der Scapha Haare anzutreffen. *Transitorische Verschlüsse:* Im Mundwinkel ist allgemein nur noch ein kleines Restchen eines Lippenverschlusses festzustellen. Die übrigen Verschlüsse sind noch intakt.

S. a. 12. PT

Integument: Die längsten Schnurrhaare messen 5—6 mm. Die kurze Körperbehaarung ist zwar etwas dichter, doch entsteht noch immer nicht der Eindruck eines Pelzes. Der Rücken beginnt sich etwas zu häuten. Schwanz: Bei jeder Hautschuppe treten zum primären Haar 2 neue auf, so dass die Haare nun in deutlichen Dreiergruppen angeordnet sind. Die Dorsalseite der Finger und Zehen ist überall behaart, wobei jeder Hautschuppe erst ein Haar zugeordnet werden kann. Die Region zwischen Auge und Schnurrhaarwulst ist nun ebenfalls behaart, wobei die erst kurzen Spitzen fast schwarz pigmentiert sind. Die Augenlider sind noch frei von Haaren. *Ohr:* Die Hautfalten sind noch sehr breit. Die Haare sind auf beiden Falten in zwei Zonen geordnet, dazwischen verläuft eine Längsfurche, die paradoxerweise später der Faltenkante entspricht, während die beiden Gruppen je der dorsalen und ventralen Faltenbehaarung entsprechen. Der Lösungsvorgang zwischen den Falten geht weiter, ohne dass der Gehörgang frei

gegeben wird. *Mund:* Die Lippenverwachsung kann bei keinem Tier mehr festgestellt werden. *Extremitäten:* Die Zehenverwachsung ist noch vollständig, obwohl sich erste Hautfetzchen zwischen den Nagelgliedern ablösen.

S. a. 13. PT

Allgemeines: Die Körperbehaarung ist jetzt ausgesprochen pelzartig, die Hautstrukturen sind nicht mehr sichtbar. *Sinushaare:* Die längsten Schnurrhaare messen 6—7 mm, das längste Sinushaar des Unterkiefers 3 mm, ebenso das Tasthaar der Hand. *Ohr:* Der Gehörgang ist noch verschlossen. *Augen:* Die Lider sind noch verwachsen. Zentripetal erscheinen schwarz pigmentierte Haarspitzen. *Zahnentwicklung:* Das Zahnfleisch weist an der Stelle der vordersten Incisiven kleine Buckel auf, die am lebenden Tier gelblich erscheinen, am fixierten sich schwärzlich verfärben. *Extremitäten:* Die Zehentrennung hat bei den meisten Tieren mit dem I. und V. Strahl begonnen. *Verhalten:* Die Tiere sind noch recht unbeholfen. Meistens schlafen sie auf der warmen Hand. Das Spaltenbohren ist jetzt sehr typisch.

S. a. 14. PT

Integument: Zwischen den hellbraunen Rückenhaaren hat die neu sprossende Haargeneration bereits dunkelbraune Spitzen. Diese sind aber noch sehr kurz. Die längsten Schnurrhaare messen bis 7 mm. Der *Lidverschluss* ist noch intakt, die Verschlussnaht ist frei von Haaren. Die Behaarung der *Ohrmuschel* hat sich verstärkt. Die Scapha stellt noch immer ein dickes, wulstiges Gebilde dar. Die Lösung der Finger und Zehen geht sukzessive weiter. Sie hat nun auch am II., III. und IV. Strahl eingesetzt, hier jedoch meistens erst am Nagelglied.

S. a. 15. PT

Integument: Die Schnurrhaare sind bis 7 mm lang. Die längsten Sinushaare des Unterkiefers 4 mm, das Tasthaar der Hand 3—4 mm. Die bisher haarfreie Zone am Unterschenkel ist nun fein behaart. Der *Lidverschluss* ist unverändert. Dagegen wird der Lösungsvorgang des Ohrverschlusses deutlicher, die basale Falte beginnt sich von der Unterlage abzulösen. Die Lösung der Finger- und Zehenverwachsung ist bei vielen Tieren sehr fortgeschritten.

S. a. 16. PT

Allgemeines: Der Pelz ist nun so lang, dass die Jungen adultähnlich aussehen. *Integument:* Die längsten Schnurrhaare messen 8 mm. Die Hautschuppen auf der Ober- und Unterseite der Hand sind pigmentiert, im Gegensatz dazu sind die Handschwielen noch sehr hell. An den Hinterextremitäten und am Schwanz fehlt die deutliche Schuppenfärbung. *Ohr:* Der Lösungsvorgang geht weiter, bei einem Wurf ist er bereits abgeschlossen. *Extremitäten:* Die Trennung der

Finger und Zehen ist bei einzelnen Tieren abgeschlossen, bei andern erst bis zur Hälfte vollzogen. *Zahnentwicklung:* Durch das Zahnfleisch hindurch sind besonders die Zähne des Oberkiefers deutlich erkennbar. Sie sind aber noch lange nicht bereit, die Gingiva zu durchstossen. *Verhalten:* Bei den meisten Tieren erfolgt ein starkes Abwehrquitschen, sobald sie angefasst werden. Bei Störungen versuchen sie auch sofort aus dem Nest zu fliehen. Die Mutter holt sie jedoch wieder zurück, wobei ihr der Transport dieser schweren Jungen nur gelingt, wenn sie sich in gleicher Richtung darüber stellt und das Junge mit Nackenbiss festgehalten, langsam vorwärts schleppt. Wie bereits verschiedene Autoren festgestellt haben (unter anderen ZIPPELIUS, 1958), kennen die Waldspitzmäuse keinen Karawanentransport.

S. a. 17. PT

Ohr: Die Haare auf Kopf und Ohrmuschel sind so stark gewachsen, dass die Scapha fast ganz verdeckt ist. Die Hautfalten haben sich bei den meisten Tieren vollständig von der Unterlage abgelöst und geben den Gehörgang frei. *Augen:* Die nun kurzbehaarten Lider sind noch verschlossen. *Extremitäten:* Bei mehr als der Hälfte der Würfe sind die Finger und Zehen ganz getrennt. *Integument:* Die längsten Schnurrhaare messen 9 mm, das längste Sinushaar der Unterlippe misst bis 5,5 mm, das der Hand 4,5 mm. Nun sind auch die Schuppen der Planta pedis stark pigmentiert.

S. a. 18. PT

Ohr: Bei einem Tier ist das Ohr noch etwas verschlossen, sonst liegt der Gehörgang überall frei. *Augen:* Auf dem Lid lösen sich einige Hautschuppen, ein Vorzeichen für den beginnenden Lösungsprozess. *Extremitäten:* Mit wenigen Ausnahmen sind die Digiti voneinander getrennt. *Sinushaare:* Die längsten Schnurrhaare messen 10 mm.

S. a. 19. PT

Transitorische Verschlüsse: Der Meatus acusticus externus ist bei allen Tieren freigelegt. Die Lösung des Lidverschlusses wird akut, einige Tiere zeigen bei verschlossenen Augen schon starke „Blinzelbewegungen" im grellen Licht. Bei einem Tier kann einseitig bereits Tränenflüssigkeit festgestellt werden. Die Finger und Zehen sind bei allen Tieren getrennt. *Zahnentwicklung:* Die Fangzähne weisen unter der Gingiva eine orange Farbe auf.

S. a. 20. PT

Lidverschluss: Einige Tiere haben ganz oder teilweise geöffnete Augen, beim grösseren Teil sind die Lider noch ganz verschlossen. *Zahnentwicklung:* Die Zähne haben das Zahnfleisch noch nicht durchstossen. Bei einzelnen Tieren

erscheinen die vordersten Incisiven grau gefärbt, die übrigen Zähne sind noch orange. *Sinushaare:* Die längsten Schnurrhaare messen 10½ mm. *Verhalten:* Die Tiere wehren sich viel stärker gegen das Anfassen als früher und kreischen dazu sehr laut.

S. a. 21. PT

Lidverschluss: Bis auf eine Ausnahme sind bei allen Tieren die Augen beidseitig geöffnet oder soweit offen, dass Tränenflüssigkeit durchtreten kann. *Zahnentwicklung:* Die Incisiven sind unter der Haut schwärzlich geworden, haben das Zahnfleisch aber noch nicht durchstossen. *Sinushaare:* Die längsten Schnurrhaare messen 11—12 mm.

S. a. 22. PT

Zahnentwicklung: Bei der Hälfte der Würfe sind die vordersten Incisivenspitzen durch das Zahnfleisch hindurchgetreten. Die andern Zähne sind noch von der Gingiva bedeckt. *Sinushaare:* Das längste Schnurrhaar misst 12—14 mm.

S. a. 23. PT

Zahnentwicklung: Bei allen Tieren sind die grossen Fangzähne (I^1) durch das Zahnfleisch gedrungen, oft ist jedoch der hintere Höcker des oberen ersten Schneidezahnes noch zugedeckt. Die feinen Spitzen des reisszahnartigen hintersten oberen Prämolaren sind ebenfalls freigelegt. *Sinushaare:* Das längste Schnurrhaar misst 14—15 mm.

S. a. 24. PT

Zahnentwicklung: Im Oberkiefer sind alle drei Incisiven durchgebrochen. Der Caninus und die beiden vorderen Prämolaren sind noch vom Zahnfleisch bedeckt.

S. a. 25. PT

Zahnentwicklung: Alle Zähne des Unterkiefers liegen frei. Im Oberkiefer sind nur noch der 1. und 2. Prämolar verdeckt. Der Magen des fixierten Tieres ist mit einer faserigen roten Masse gefüllt: das Tier hatte sicher Fleisch gefressen. *Sinushaare:* Das längste Schnurrhaar misst 15 mm. Die Adultlänge von 16—18 mm wird wahrscheinlich erst langsam erreicht.

S. a. 26. PT

Zahnentwicklung: Die Zähne liegen bei allen Tieren vollständig frei; die Jungen fressen sicher.

S. a. 28. PT

Zwei junge Waldspitzmäuse überstehen den Tod ihrer Mutter ohne Schaden. Sie sind in diesem Alter demnach sicher selbständig.

5. Die Entwicklung von Neomys fodiens (Abb. 1, 2, 5, 7; Tab. 3)

N. f. NEONATUS (= 1. PT = 21. OT)

Allgemeines: Die neugeborenen Wasserspitzmäuse gleichen sehr stark den neonaten Waldspitzmäusen, doch scheinen sie einen geringen Entwicklungsvorsprung aufzuweisen. Die Tiere liegen ebenfalls vorwiegend auf der Seite. Der Kopf wird meist rechtwinklig zur Brust, seltener bereits in Richtung der Körperachse gehalten. Alle Tiere besitzen einen Schwanzfaden, der oft noch im Alter von 20 PT nachweisbar ist. Ein solcher konnte weder bei *Sorex* noch bei *Crocidura* festgestellt werden.
Integument: Die Haut ist blutrot und transparent, so dass die Hautgefässe, der Magen und die Leber durchschimmern. Die Hautstruktur ist fein runzelig, kreppartig, doch ohne deutliche Bewegungsfalten. Die Haaranlagen sind in der Haut kaum mehr sichtbar, dafür ist die Seitendrüse bei allen Stadien zu erkennen. *Sinushaare:* Der Geburtszustand variiert etwas; bei den einen Würfen fehlen noch sämtliche Haare, bei andern haben 4—8 Schnurrhaare die Haut durchstossen und weisen eine maximale Länge von ¼ mm auf; ebenso sind manchmal 3 Pili labiales inferiores sichtbar. Die definitive Anzahl beträgt 5. *Augen:* Die Lider sind verwachsen, das Pigmentepithel ist als dunkler Flecken unter der Haut sichtbar. *Ohr:* Der Rand der Scapha ist nur schwach vorstehend und nach vorn geklappt, ohne mit der Unterlage zu verwachsen. Die basale Hautfalte (Posteron 6) verdeckt den Gehörgang und ist mit der Gesichtshaut verwachsen, ebenso die darüber liegende Plica principalis, die so stark mit der Haut verwachsen ist, dass man sie von der Umgebung nicht abgrenzen kann. Wie bei *Sorex* ist die Ohrmuschel noch sehr flach und kaum von der angrenzenden Haut abgehoben. *Mund:* Die Lippenverwachsung ist sehr stark und lässt vorne nur den Raum zum Fassen der Zitze frei.
Äussere Genitalien: Der Phallus steht mit der Glans vorgewölbt auf der Bauchdecke. Seine Form ist halbkugelig und nicht wie bei *Sorex* lang und zapfenförmig. *Extremitäten:* Die Normalhaltung in gleich wie bei *Sorex*, die Hinterextremitäten werden kaum bewegt. Die Finger und Zehen sind bis zu den Endballen vollständig verwachsen, nur die Nagelanlagen bleiben getrennt. Die Oberfläche der Nagelanlage ist bei fixierten Tieren etwas schrumpfig, der Nagel selbst dürfte also höchstens schwach verhornt sein. *Verhalten:* Die Fortbewegung erfolgt durch kräftige Drehung des Rumpfes von der Seiten- auf die Rückenlage. Diese Bewegungen sind etwas kräftiger als bei *Sorex*. Die Tiere können in diesem Alter wahrscheinlich noch keine Laute erzeugen.

N. f. 2. PT

Allgemeines: Die Tiere haben sich wenig verändert. Sie liegen meist noch auf der Seite. *Integument:* Die Haut ist blasser und von rosa Farbe. *Sinushaare:*

Jederseits sind ca. 20 Schnurrhaare durchgebrochen, das längste misst ½ mm. Am Unterkiefer sind 4 Pili labiales inferiores sichtbar, das längste misst ca. ¼ mm. Andere Haare fehlen vollständig. Die sich vom Körper ablösenden Hautstückchen sind Teile des Periderms. *Transitorische Verschlüsse:* Die Ausbildung der Lider, der Ohren und der Lippen ist die gleiche wie am Vortag. *Extremitäten:* Die Fussflächen werden von den lebenden Tieren noch immer gegeneinander gehalten. Eine deutliche Nagelbildung ist noch nicht vorhanden.

N. f. 3. PT

Allgemeines: Die Tiere liegen noch immer meist auf der Seite. Setzt man sie in Bauchlage, strecken sie die Beine gerade nach hinten. Dort können sie zwar etwas bewegt werden, ohne jedoch eine schiebende oder balancierende Wirkung auszuüben. *Integument:* Fast alle Schnurrhaare sind durchgebrochen. Nur entlang dem Rhinarium und der Lippenlinie fehlen sie noch. Einzelne davon weisen bereits eine schwach pigmentierte Basis auf. Die längsten messen 1 mm. Die 5 Sinushaare der Unterlippe sind vorläufig sehr gleichartig, das längste misst 3/4 mm, das kürzeste ½ mm. Das Haar des Col. pilif. ulnaris fehlt noch. Dafür spriessen bereits die ersten Fellhaare zwischen den längsten Vibrissen und oberhalb der Augenlider. Die Haut ist kaum pigmentiert, einzig das Rhinarium zeigt fein pigmentierte Stellen. Die Ohrmuschel hat sich ganz wenig zurückverschoben, sie ist etwas senkrecht abstehend, so dass die Plica principalis als ganz schwache Wölbung in der Haut sichtbar wird.

N. f. 4. PT

Allgemeines: Die Dorsalseite ist graurosa, d.h. der Rücken ist etwas pigmentiert. *Integument:* Die Schnurrhaare haben in ihrer Ausdehnung den Lippenrand und das Rhinarium erreicht, die längsten messen 1¼ mm. Am Unterkiefer sind Tasthaare entlang der Unterlippe aufgetreten. Die Körperhaare im Augenbereich sind etwas grösser; bei einzelnen Tieren erscheinen bereits auf dem Rücken einige winzige Haarspitzen. *Verhalten:* Das Spaltenbohren wird erstmals beobachtet; die Tiere versuchen dabei, mit den Hinterextremitäten stossend nachzuhelfen.

N. f. 5. PT

Integument: Obschon die Dorsalseite erst einen schwachen Grauton aufweist, treten überall auf Kopf und Rücken dunkel pigmentierte Haarspitzen durch, allerdings mit einem gegenseitigen Abstand von ca. ½ mm. Die zum Teil bereits stark pigmentierten Schnurrhaare sind bis 1½ mm lang, die unpigmentierten Sinushaare der Unterlippe 3/4 bis 1¼ mm. Das Sinushaar des Col. pil. ulnaris ist in den meisten Fällen sichtbar. Auf dem vorderen Abschnitt des Unterkiefers sind nun überall Spürhaare aufgetreten. Auf dem Rücken erscheinen zerstreut

einzelne Haare. Schwanz, Bauch und Extremitäten weisen noch keine Haare auf. Die ganze Körperhaut hat sich etwas geglättet, die kreppartige Struktur ist verschwunden, dafür sind im Bereich der Gelenke Bewegungsfalten aufgetreten. *Ohr:* Die Scapha ist dank der etwas veränderten Beschaffenheit der umgebenden Haut deutlicher geworden. Sie ragt als schwacher Wulst vor. *Extremitäten:* Die Nägel der noch ganz verwachsenen Finger und Zehen begrenzen das Nagelbett vorn durch eine scharfe Linie, sie sind jedoch noch nicht vorstehend.

N. f. 6. PT

Allgemeines: Der Rücken ist grau getönt, auf den Extremitäten erscheint je eine dunkelgraue Stelle. *Integument:* Beidseits sind je 11 Schnurrhaare stark gewachsen und überragen mit einer Länge von 2 mm die andern um mehr als das Doppelte. An der Unterlippe hat das hinterste Sinushaar einen Wachstumssprung gemacht und ist nun 1 3/4 mm lang gegenüber ca. 3/4 mm der andern, die kaum mehr von den umliegenden Spürhaaren zu unterscheiden sind. Seltsamerweise sind alle langen Sinushaare noch nicht pigmentiert. Die Rückenbehaarung ist etwas kräftiger geworden, am Bauch spriessen nun ganz feine, noch unpigmentierte Haare. Während der Schwanz noch haarfrei ist, weist die Dorsalseite der Hand und lateral der Unterschenkel bereits pigmentiert die Schuppenstruktur der Haut mit den dazugehörigen Primärhaaren auf. *Transitorische Verschlüsse:* Sämtliche Verwachsungen sind noch vollständig. *Extremitäten:* Die Krallen sind ganz schwach vorstehend. *Verhalten:* Die Hinterextremitäten werden in Ruhelage einfach nach hinten gestreckt!

N. f. 7. PT

Integument: Das längste der 11 auffallenden Schnurrhaare misst ca. 2½ mm. Ihre Haarbasis ist nun meistens pigmentiert. Die übrigen Schnurrhaare sind kaum von den dazwischenstehenden Fellhaaren zu unterscheiden. Das lange Sinushaar der Unterlippe misst 2 mm. Die dorsale Körperbehaarung ist samtartig, doch noch so licht, dass die darunter liegenden Hautstrukturen sichtbar sind. Der Unterkiefer ist von langen Spürhaaren besetzt, die sich durch ihre Dichte und Länge deutlich von den ventralen Fellhaaren unterscheiden. Auf dem Hand- und Fussrücken ist die Behaarung bis zur Basis der Finger und Zehen fortgeschritten und greift z. T. bereits auf die Ventralseite über. Die Krallen sind überall etwas vorstehend. Der Schwanz, immer noch mit Schwanzfaden versehen, weist nur an der Basis einige Härchen auf. Seine Schuppenstruktur ist jetzt durch Pigmentation deutlich geworden. *Verhalten:* Die Tiere versuchen etwas umherzukriechen und gebrauchen dabei die Hinterbeine. Sie kippen aber sehr oft auf die Seite. Seltener ruhen sie in Bauchlage mit angezogenen Hinterextremitäten.

N. f. 8. PT

Integument: Die Dorsalseite ist dunkelgrau, die Ventralseite dagegen ist meistens erst schwach pigmentiert. Folgende Körperpartien sind auffällig dunkel pigmentiert: der seitliche Rand des Rhinariums und die angrenzenden Hautgebiete, der Rand der Ohrmuschel, die Schuppenstruktur von Dorsal- und Ventralseite der Hände und Füsse inkl. der Hautschwielen (im Gegensatz dazu *Sorex* erst am 16. PT), ebenso die Schuppenstruktur der dorsalen Schwanzseite. Auf den Zehen fehlt eine spezielle Pigmentation mit Ausnahme der Endglieder, die entlang der Krallenbasis eine deutliche Braunfärbung zeigen. *Sinushaare:* Das längste Schnurrhaar misst 2—3 mm, die Gruppe der 11 langen ist immer noch ausgeprägt, während die übrigen Schnurrhaare gleich lang sind wie die dazwischen stehenden Fellhaare (höchstens 1 mm) und von diesen nur durch die hellere Farbe und die regelmässige Anordung unterschieden werden können. Ähnlich auffällig liegen die Verhältnisse am Unterkiefer, das lange Sinushaar misst 2¼ mm, die andern 4 sind in ihrer Länge und im Aussehen vorübergehend nicht mehr von den umliegenden Tasthaaren zu unterscheiden. Fellhaare fehlen noch an folgenden Stellen: An den Augenlidern, z.T. am Ohr (das Posteron 6 trägt einige Haare), am proximalen Teil der Extremitäten, an Fingern und Zehen, am Schwanz auf der ganzen Ventralseite und dem letzten Viertel der Dorsalseite, ferner auf den Hautfalten, die After und Urogenitalöffnung verschliessen. Die für *Neomys* typischen 5 Zitzenpaare, in Ausnahmefällen 6 oder 4, fallen bei den Weibchen deutlich auf. *Transitorische Verschlüsse:* Die Ohren-, Augen- und Zehenverwachsungen sind noch vollständig. Dagegen ist nur noch etwa die Hälfte der 4 mm langen Unterlippe verwachsen. *Verhalten:* Das Umherkriechen bereitet den Tieren noch immer grosse Mühe!

N. f. 9. PT

Integument: Das längste Sinushaar misst 3 mm. Bei den kurzen Schnurrhaaren ragen jetzt oft 2 aus demselben Haarbalg; es ist wahrscheinlich, dass sich hier ein Haarwechsel vollzieht. Das lange Unterlippenhaar misst 2½ mm. Die ganze Körperbehaarung ist intensiver, aber immer noch so dünn, dass die Hautstrukturen gut erkennbar sind. Neu aufgetreten sind Haare auf den Lidern, auf der Ohrmuschel (Plica principalis), feine unpigmentierte Spitzchen auf der Ventralseite des Schwanzes und ebenfalls unpigmentierte Haare vom Tasthaartypus in der Analregion. Die Endglieder der Finger und Zehen weisen ebenfalls die ersten Haare auf. Auf der Bauchmitte und auf der Kehle ist unter Umständen ein pigmentierter Flecken aufgetreten, der sich zentrifugal ausbreitet. Seine Ausbildung ist abhängig von der Ventralfärbung im Adultzustand.

N. f. 10. PT

Integument: Die längsten Schnurrhaare messen 4 mm. Die Dorsalseite der Finger und Zehen ist nun behaart; pro Hautschuppe ist, wie auch am Schwanz, erst das primäre Haar sichtbar. Auf dem Hand- und Fussrücken dagegen stehen die Haare bereits in den schuppenzugehörigen Dreiergruppen. Haarfrei ist weiterhin eine kurze Zone am proximalen Abschnitt der Extremitäten, ferner auch die Schwanzspitze (vergl. *Sorex* 10. PT). *Transitorische Verschlüsse:* Die Ohrmuschel hat sich weiter zurückgelegt und ragt etwas plastischer vor. Zwischen den Hautfalten und hinter der Scapha lösen sich Hautstückchen ab, die auf diese deutlichere Strukturierung zurückzuführen sind. Lid- und Zehenverwachsung haben sich nicht verändert, die Lippenverwachsung dagegen hat sich weiter gelöst.

N. f. 11. PT

Integument: Die Rückenhaare sind noch so kurz, dass kein eigentlicher Felleindruck entsteht. Die längsten der 11 grossen Schnurrhaare messen 5 mm, das Sinushaar der Unterlippe ist 3 mm lang. Die Übergangsstelle von den Extremitäten zur Rumpfhaut ist nun behaart, wenn auch erst sehr schwach. Die Seitendrüse ist deutlich etwas verklebt, sie scheint bereits zu sezernieren. *Transitorische Verschlüsse:* Lider, Gehörgang und Zehen sind noch verwachsen. Der Lippenverschluss hat sich wieder gelöst, es sind nur noch die Mundwinkel verwachsen. *Verhalten:* In diesem Alter können die Wasserspitzmäuse den Bauch noch nicht vom Boden abheben. Während die Tiere des einen Wurfes sehr wild sind und zu fliehen versuchen, sind andere ganz apathisch und versuchen an der Haut meiner Finger zu saugen. Dabei sind deutliche Lutschgeräusche hörbar.

N. f. 12. PT

Integument: Die Dorsalseite der Extremitäten ist teilweise ganz schwarz, der Rücken ist grau-schwarz, der Bauch eines Tieres grau, einzig Partien an der Kehle und des Kinns sind noch kaum pigmentiert. Die Tiere variieren in der Färbung sehr stark, was natürlich im Zusammenhang mit der variablen Adultfärbung steht. Das längste Schnurrhaar misst 6 mm, das längste Haar der Unterlippe ca 3½ mm. Der Bauch weist neben langen, feinen weissen Haaren nun auch kürzere pigmentierte auf. *Transitorische Verschlüsse:* Die Lippenverwachsung ist ganz gelöst.

N. f. 13. PT

Integument: Die Körperhaare sind nun so lang und dicht, dass sie die darunterliegenden Hautstrukturen verdecken. Wegen der weissen Haarspitzen schimmert der fast schwarze Pelz der Wasserspitzmäuse bei Jungtieren noch silbrig. *Sinushaare:* Das längste Schnurrhaar misst 6½ mm. Die ursprüngliche Gruppe von 11 langen Haaren ist noch zu erkennen, doch wachsen nun auch die rostral

gelegenen Schnurrhaare aus, pro Reihe ragen ca. 3 neue deutlich über die dazwischen stehenden Fellhaare hinaus. Noch weiter rostral stehen öfters noch 2 Haare pro Haarbalg. Auch an der Unterlippe wachsen nun alle Sinushaare aus, das lange misst 4 mm, das nächste 2 mm. Die 3 vordersten überragen die umliegenden Spürhaare noch nicht. Der Schwanz ist jetzt etwas dichter behaart, pro Hautschuppe sind erstmals 3 Haare erkennbar. Die Schwanzspitze weist noch immer den typischen Schwanzfaden auf. *Transistorische Verschlüsse:* An den Lidern, Ohren und Zehen lassen sich noch keine Veränderungen feststellen. *Zahnentwicklung:* Die Zahnanlagen der vordersten Incisiven wölben das Zahnfleisch als kleine Hügel vor. *Verhalten:* Die Tiere kriechen zwar flink, heben den Bauch aber immer noch nicht von der Unterlage ab.

N. f. 14. PT

Integument: Die Gruppe der langen Schnurrhaare wird grösser (beidseits 12), das längste misst 7 mm. Am Unterkiefer überragen nun 4 Sinushaare die Körperhaare. *Transitorische Verschlüsse:* Der Lid- und Ohrenverschluss sind noch vollständig. Dagegen beginnt an Hand und Fuss die Lösung der Endglieder vom Pollux (bezw. Hallux) und dem Minimus, jedoch erst bei wenigen Tieren. *Verhalten:* Es können erstmals Rufe gehört werden.

N. f. 15. PT

Integument: Der Pelz wird immer dichter, einzig der Rand der Scapha ragt noch deutlich heraus. Die längsten Schnurrhaare messen 8 mm, das lange Haar der Unterlippe 5 mm. Entlang der Hand- und Fusskanten sind die Borsten, die beim Schwimmen abgespreizt werden können, bereits deutlich ausgerichtet. Dagegen sind die ventralen unpigmentierten Schwanzhaare, die bei den adulten Tieren den für *Neomys fodiens* typischen Borstenkamm bilden, eher noch schwächer ausgebildet als die Haare der Dorsalseite. *Transitorische Verschlüsse:* Der Lid- und Ohrenverschluss sind noch vollständig. Die beginnende Zehentrennung kann nun überall beobachtet werden; sie beschränkt sich aber auf die Endphalangen.

N. f. 16. PT

Transistorische Verschlüsse: Am Lidverschluss lassen sich noch keine Veränderungen feststellen; ebenso ist auch der äussere Gehörgang durch die beiden Hautfalten gut verschlossen. Zwischen den Hautfalten zeichnen sich erste Lösungsvorgänge ab.

N. f. 17. PT

Transitorische Verschlüsse: Lid- und Ohrenverschlüsse sind noch vollständig. Die 3 mittleren Finger und Zehen sind ca. zu einem Drittel gelöst, der 5. Strahl ist oft schon ganz frei. Die Hand ist deutlich im Vorsprung.

N. f. 18. PT

Integument: Die Tiere haben nun einen langhaarigen Rücken- und Bauchpelz. Das Ohr ragt nur noch mit dem Rand der Scapha aus dem Fell. Es ist jedoch noch gut sichtbar, weil die Rückseite der Ohrmuschel im Gegensatz zum entsprechenden Waldspitzmausstadium nur ganz kurz behaart ist, so dass der Rand der Muschel von den Haaren nicht überragt wird (vergl. *Sorex araneus* 17. PT). *Sinushaare:* Die Gruppe der langen Schnurrhaare ist noch deutlich zu erkennen, das längste misst 10 mm. Die andern sind ebenfalls stark gewachsen, und bis zum Rhinarium hin überragen sie die dazwischenliegenden Körperhaare. Haarbälge mit 2 Haaren können nicht mehr gefunden werden, der Haarwechsel scheint demnach abgeschlossen. Von den Sinushaaren der Unterlippe sind vor allem die rostralen gewachsen, die Haarlänge nimmt nun nach vorn kontinulierlich ab. Die 5 Unterlippenhaare des fixierten Tieres weisen folgende Längen auf: 5 mm, 3 mm, 2½ mm, 2 mm, 1½ mm. Auf den Extremitäten ist inzwischen eine neue Haargeneration herangewachsen, jeder Hautschuppe sind nun 5 Haare zuzuordnen. Während der Borstenkamm des Schwanzes noch nicht erkennbar ist, erscheinen die Borstensäume der Extremitäten schon sehr deutlich ausgebildet. Auf den Hautfalten um die Anal- und Urogenitalöffnung spriessen zwischen den blonden Spürhaaren braun pigmentierte Spitzchen von Fellhaaren. Der Schwanzfaden fehlt; er wurde offensichtlich abgestossen.

Ohr: Die beiden Hautfalten haben sich etwas von der Unterlage abgelöst; es ist eine haarfreie Spalte entstanden, die jedoch noch nicht bis zum Meatus acusticus externus reicht. *Extremitäten:* Die Finger und Zehen sind durchschnittlich noch zu 1/3 ihrer Länge verwachsen; bei einzelnen Tieren sind die Finger bereits ganz getrennt.

N. f. 19. PT

Integument: Das längste Schnurrhaar misst 11 mm. Die kurzen Sinushaare wachsen deutlich. Am fixierten Tier ist sogar ein 6. Sinushaar in Anschluss an die 5 normalen erschienen, das sich bisher nicht von den Tasthaaren unterscheiden liess. Der Körperpelz ist länger als die Scapha und verdeckt diese fast vollständig. Die Hautfalten der Analregion sind nun mit langen Fellhaaren bedeckt. *Transitorische Verschlüsse:* Die Lider sind noch verwachsen. Die beiden Hautfalten der Ohrmuschel haben sich von der Unterlage ganz abgelöst und geben den Porus acusticus externus frei. Die Finger und Zehen sind nun alle getrennt.

N. f. 20. PT

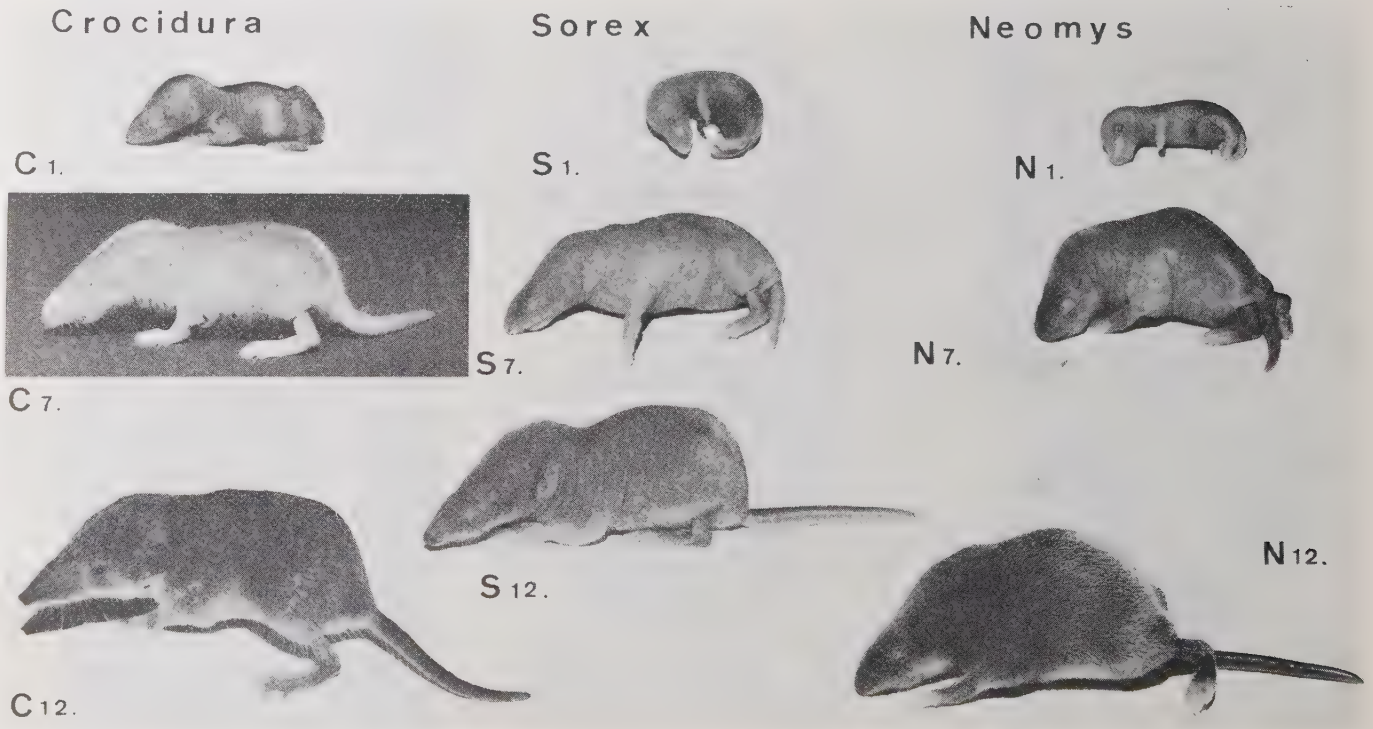
Augen: Bei einigen Tieren ist der Lidverschluss soweit gelöst, dass einseitig Tränenflüssigkeit durchtreten kann. Andere „blinzeln" mit noch verschlossenen Lidern. *Zahnentwicklung:* Die Incisiven sind durch das Zahnfleisch hindurch

Abb. 1.

Neonate von *Crocidura russula*, *Sorex araneus* und *Neomys fodiens*.

ABB. 2.

Jugendentwicklung von *Crocidura russula*, *Sorex araneus* und *Neomys fodiens*. Die Zahlen bezeichnen das Alter in PT. Man beachte die offenen Augen bei *Crocidura* am 12. PT und die noch verschlossenen Augen bei *Sorex* und *Neomys* am 20. PT, ferner die typische apathische Haltung aller Wasserspitzmäuse.



N 16.
S 16.
C 16
S 20
N 20.
C 20.

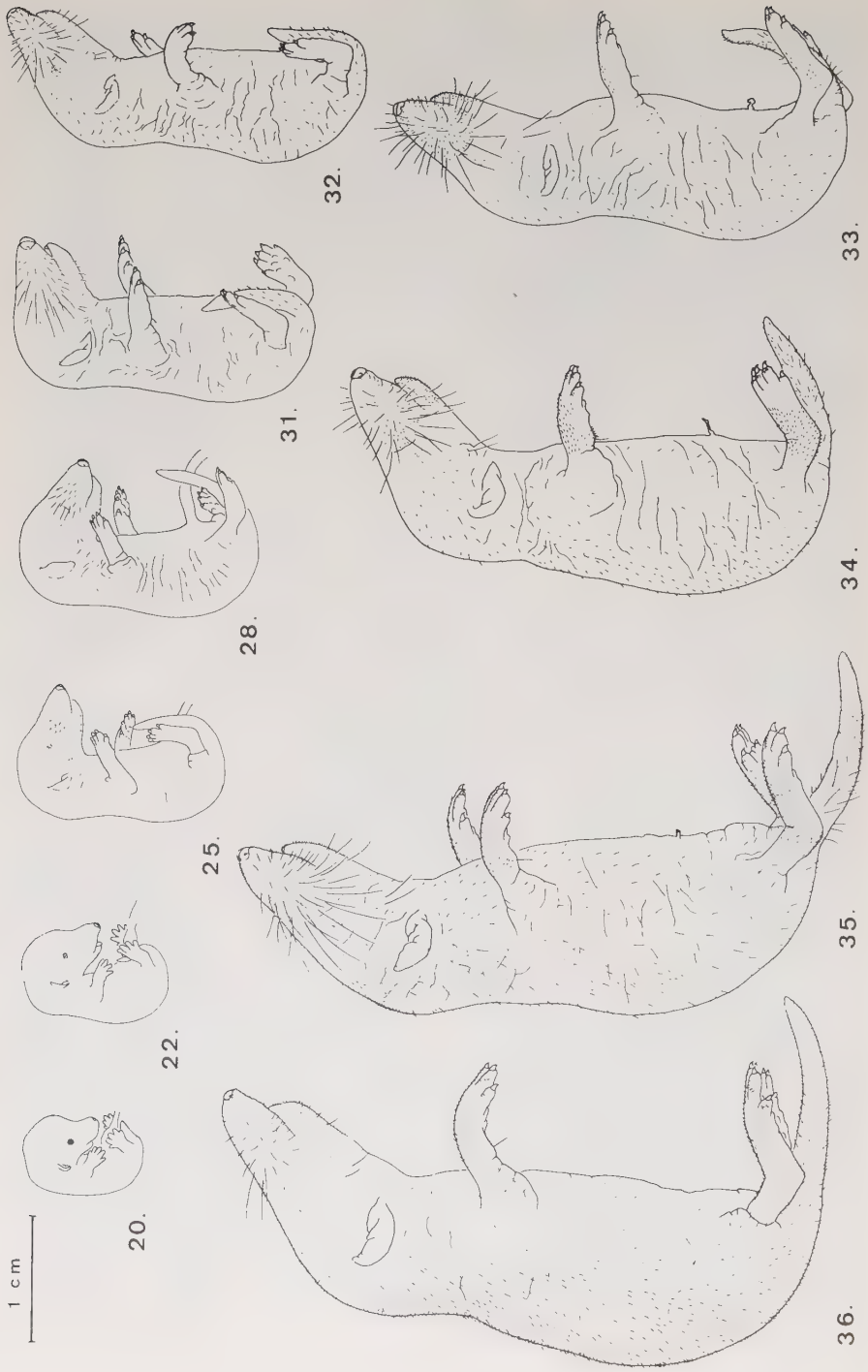


Abb. 3.
Crocidura russula: Wichtige Entwicklungsstadien um den Zeitpunk dert Geburt. Die Zahlen bezeichnen das Alter in OT.

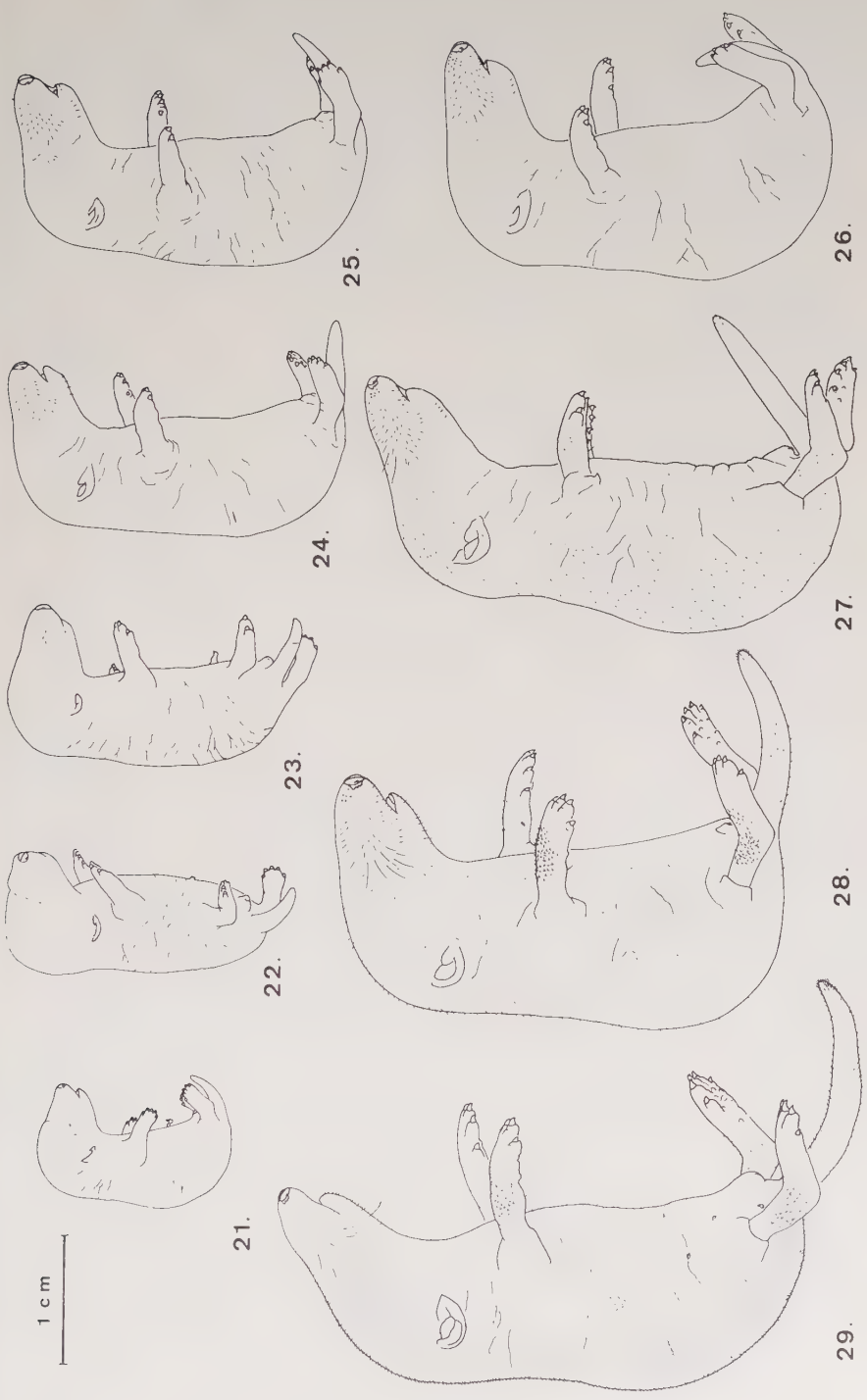


Abb. 4.

Entwicklungsstadien von *Sorex araneus:* Geburt bis 9. PT.
Die Zahlen bezeichnen das Alter in OT.

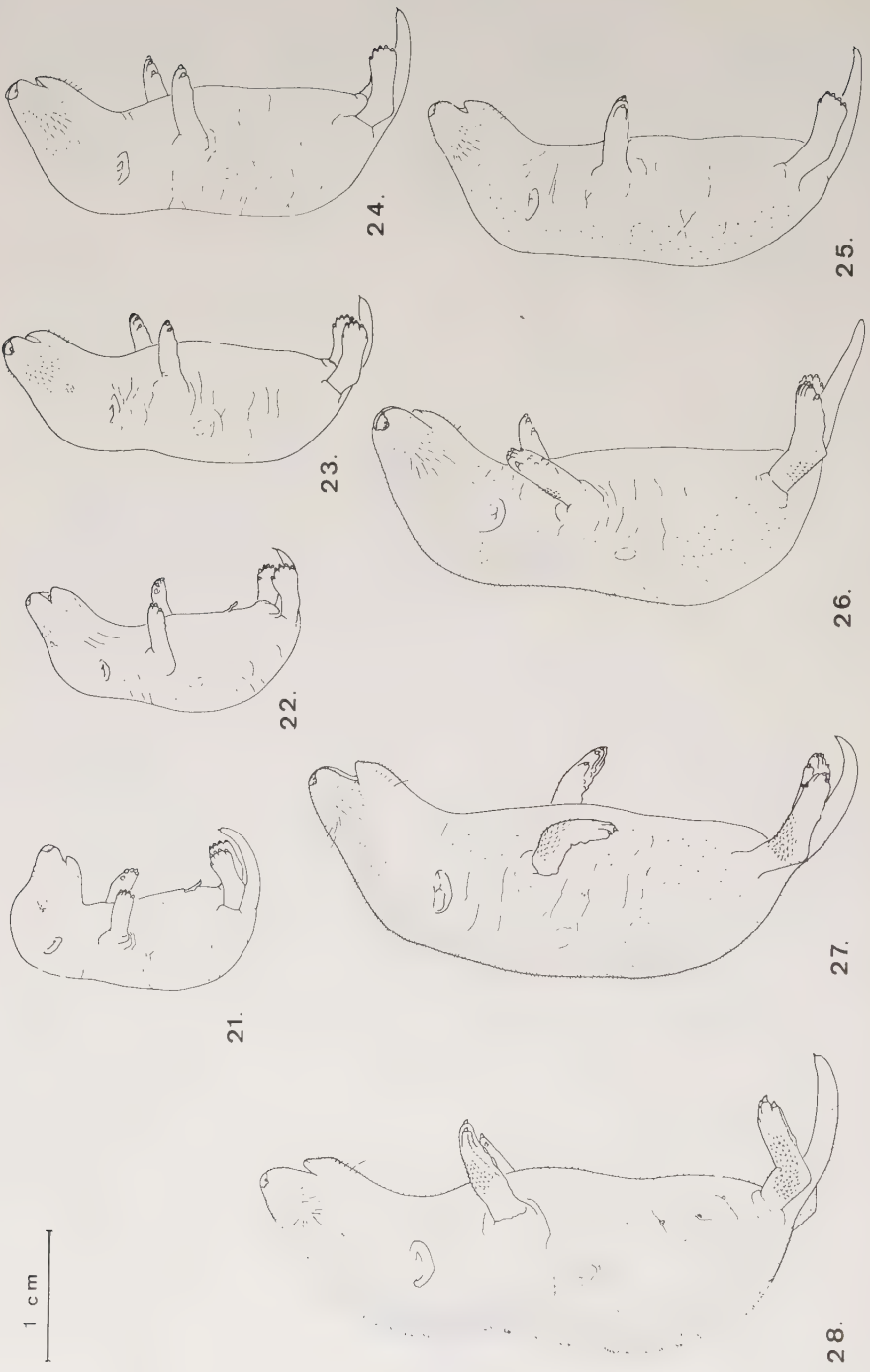


Abb. 5.
Entwicklungsstadien von *Neomys fodiens:* Geburt bis 8. PT.
Die Zahlen bezeichnen das Alter in OT.

TABELLE 1

Messwerte zur Jugendentwicklung von Crocidura russula *(in g und mm)*

Alter	Gewicht				Körperlänge				Schwanzlänge				Hinterfusslänge			
PT.	$\bar{x}$	min.	max.	n	$\bar{x}$	min.	max.	n	$\bar{x}$	min.	max.	n	$\bar{x}$	min.	max.	n
1.	1,08	0,67	1,55	40	29,6	25	32	16	9,1	8	12	15	5,3	4	7	13
2.	1,3	0,8	2,1	37	32,4	24	39	29	10,0	8	13	29	6,0	5	7	30
3.	2,0	1,0	3,3	29	35,7	25	43	29	11,0	6	14	31	6,8	5	8	31
4.	2,5	1,4	3,2	23	39,3	28	47	15	12,5	8	14	20	7,5	6	8	20
5.	3,3	2,0	4,7	23	43,0	33	49	22	14,9	11	17	21	8,5	7½	10	22
6.	3,6	1,8	5,4	27	44,3	40	52	22	16,0	13	20	22	8,7	7½	10	22
7.	4,2	3,0	5,8	33	47,8	45	55	22	17,8	15	20	22	9,7	8	11	21
8.	4,5	2,9	6,0	29	49,5	40	58	20	20,0	17	23	21	10,3	8	12	18
9.	4,9	2,4	6,2	36	51,7	44	60	23	21,1	17	24	25	10,7	9½	12	25
10.	5,5	2,5	7,9	23	56,8	52	63	20	24,6	21	30	19	11,3	8	13	20
11.	6,0	5,0	8,0	20	58,5	45	67	18	26,3	21	31	17	11,7	9	13½	19
12.	6,1	5,0	8,2	16	60,7	57	71	15	28,7	24	34	14	12,3	11½	13½	15
13.	5,9	5,1	7,1	13	61,7	57	69	13	29,3	27	34	12	12,3	12	13½	13
14.	6,5	5,1	8,7	15	61,3	57	66	15	31,0	27	36	15	12,5	12	14	15
15.	6,8	5,4	7,8	13	64,4	58	68	11	32,3	29	37	12	12,4	11½	14	12
16.	6,9	5,7	9,2	11	64,1	60	68	10	34,0	30	37	12	12,9	12	14	11
17.	7,0	6,0	8,2	9	67,3	63	70	9	33,9	29	40	10	12,7	12	13½	10
18.	6,8	5,8	8,0	8	67,9	60	75	7	35,0	(24)	38	11	12,5	11	13½	11
19.	7,3	6,2	8,4	7	68,0	65	70	6	36,0	33	39	6	12,8	12	13½	6
20.	7,7	6,6	9,3	7	69,8	65	78	6	36,8	32	39	7	12,8	12	13½	7
young adult	9,8	8,0	13,3	30	74,3	70	79	30	39,1	33	44	30	12,5	12	14	30
old adult	12,3	8,4	18,3	67	78,7	73	86	67	39,7	36	44	67	12,4	11½	13½	67

TABELLE 2

Messwerte zur Jugendentwicklung von Sorex araneus *(in g und mm)*

Alter	Gewicht				Körperlänge				Schwanzlänge				Hinterfusslänge			
PT.	$\bar{x}$	min.	max.	n	$\bar{x}$	min.	max.	n	$\bar{x}$	min.	max.	n	$\bar{x}$	min.	max.	n
1.	0,47	0,40	0,70	13	21,0	20	23	6	4,4	4	5	8	3,1	2½	3½	8
2.	0,95	0,74	1,30	3	23,3	22	25	3	5,0	4	6	3	4,0	3½	4½	3
3.	1,4	0,8	2,0	2	27,0	24	30	3	5,0	5	5	5	3,7	3	5	5
4.	1,7	1,2	2,4	5	28,7	25	32	4	4,6	4	6	4	4,6	4	6	4
5.					32			1	7,5			1	4½			1
6.	2,5	2,1	2,8	7	39,5	33	42	7	9,5	7	10	7	6,3	5½	6½	7
7.	3,3	3,2	3,5	3	42,0	39	44	3	12,3	12	13	3	7,3	7	7½	3
8.	3,2	2,6	3,7	2	38,5	34	43	2	11,5	10	13	2	7,5	7	8	2
9.	5,0	5,0	5,0	2	48,0	45	51	2	17,7	17	18	2	9,5	9½	9½	2
10.	5,4	3,0	6,1	6	49,8	40	53	7	19,7	16	21	7	10,1	9	10½	7
11.	5,6	5,0	5,9	6	51,8	49	54	6	21,0	16	22	6	10,6	9½	11	6
12.	6,1	5,2	6,6	6	55,5	52	58	6	23,5	17	26	6	11,3	10	12	6
13.	6,4	5,9	6,8	5	58,0	54	64	5	26,0	21	28	6	11,7	10½	12½	6
14.	6,7	5,5	7,0	5	58,3	54	60	6	27,9	23	30	6	11,9	11	12½	6
15.	7,1	6,2	7,4	5	58,2	52	62	5	29,8	26	33	5	12,2	11	13	5
16.	7,3	6,3	7,9	5	59,2	52	62	5	31,6	26	33	5	12,3	12	12½	5
17.	7,7	6,5	8,7	6	63,2	60	68	5	33,0	27	35	6	12,5	12	13½	6
18.	7,7	7,0	8,4	5	62,5	61	65	4	32,6	28	34	5	12,5	12	13	5
19.	7,9	7,4	8,4	5	64,4	60	68	5	34,9	30	39	5	12,7	12½	13	5
20.	8,0	7,6	8,2	5	66,2	60	72	5	35,6	31	40	5	12,4	12	13	5
21.	7,9	7,7	8,2	4	68,2	65	72	4	36,0	32	41	4	12,7	12	13	4
22.	7,9	7,7	8,1	3	67,5	65	70	2	34,0	31	37	4	12,6	12	13	4
23.	7,6	7,2	7,9	2	69,0	68	70	2	35,5	35	36	2	13			1
24.	6,2			1					34			1	13			1
25.	6,2			1	69			1	36			1	13			1
adult	11,3	9,3	13,0	9	77,8	74	82	9	38,8	36	44	9	12,6	12	13	9

Messwerte zur Jugendentwicklung von Neomys fodiens *(in g und mm)*

Alter	Gewicht				Körperlänge				Schwanzlänge				Hinterfusslänge			
PT.	$\bar{x}$	min.	max.	n	$\bar{x}$	min.	max.	n	$\bar{x}$	min.	max.	n	$\bar{x}$	min.	max.	n
1.	0,68	0,56	0,80	6	24,0	22	25	5	5,6	5	6	5	3,3	3	3½	5
2.	0,76	0,56	1,05	3	24,5	22	27	2	6,5	6	7	2	4	3½	4½	2
3.	1,3	0,9	1,8	3	25,0	23	27	2	7,5			2	4,7	4	5½	2
4.	1,8	1,6	2,0	3	33,0	31	36	3	9,5	9	10½	3	5,5	5	6	3
5.	2,5	2,3	2,8	5	38,6	38	40	5	11,3	11	12	5	6,3	6	6½	5
6.	3,0	2,2	3,6	7	39,4	37	41	7	12,6	10	13	7	6,6	6	7	7
7.	3,1	2,4	4,3	3	38,3	33	44	3	13,5	12	16	3	7,3	6½	8½	3
8.	4,7	4,0	5,0	6	44,5	43	46	6	16,8	15	18	6	8,7	8	9	6
9.	5,1	4,0	6,0	3	43,0	40	48	3	18,8	17	21	3	8,8	8	10½	3
10.	6,2	5,1	6,9	7	49,0	43	53	7	21,2	19	23	6	10,5	9	11½	7
11.	6,6	5,7	7,6	6	51,5	45	56	6	23,6	21	26	6	11,5	10	12½	6
12.	7,1	6,4	8,1	6	54,8	52	57	6	25,9	19	28	6	12,5	11	13	6
13.	7,0	6,4	8,2	4	54,5	50	61	4	26,2	21	31	3	12,1	12	12½	4
14.	7,9	7,1	9,1	6	57,7	55	60	6	30,5	26	34	6	13,9	12	15½	6
15.	8,3	7,2	9,6	5	58,5	55	64	6	32,5	27	36	6	14,5	13	15½	6
16.	9,3	7,6	10,5	4	63,0	58	67	4	37,5	31	40	4	16,1	15	17	4
17.	9,2			1	68,0	60	72	4	39,6	37	41	4	16,3	15	17	4
18.	9,9	8,1	11,7	5	67,6	65	70	5	41,4	35	45	5	17,0	15	18	5
19.	10,6	8,8	12,6	5	71,4	70	75	5	43,0	37	48	5	17,3	15	18½	5
20.	10,5	8,6	13,0	4	71,3	69	75	3	45,0	38	51	4	17,8	16	19	4
21.	11,3	9,1	14,0	4	73,8	70	75	4	48,3	42	52	4	17,9	16	19½	4
22.	12,5	10,4	14,4	3	74,3	70	78	3	50,3	45	53	3	19,0	18	19½	3
23.	12,9	10,8	15,0	3	77,7	75	80	3	51,3	45	55	3	19,3	18	20	3
24.	13,5	12,0	15,2	3	77,5	75	80	2	52,0	45	56	3	19,3	18½	20	3
25.	13,8	11,4	16,0	3	75			1	56,0	55	57	3	19,3	18	20	3
26.	14,0	11,6	16,4	2	78			1	57			1	20			1
27.	13,2	11,2	15,1	2	80			1	57			1	20			1
28.	12,7	11,0	14,3	2	80			1	58			1	20			1
29.			15,0	1	80			1	59			1	20			1
30.			14,8	1	80			1	60			1	20			1
adult	17,9	16,9	19,5	9	88,0	84	95	9	54,3	49	59	9	17,8	17	20	9

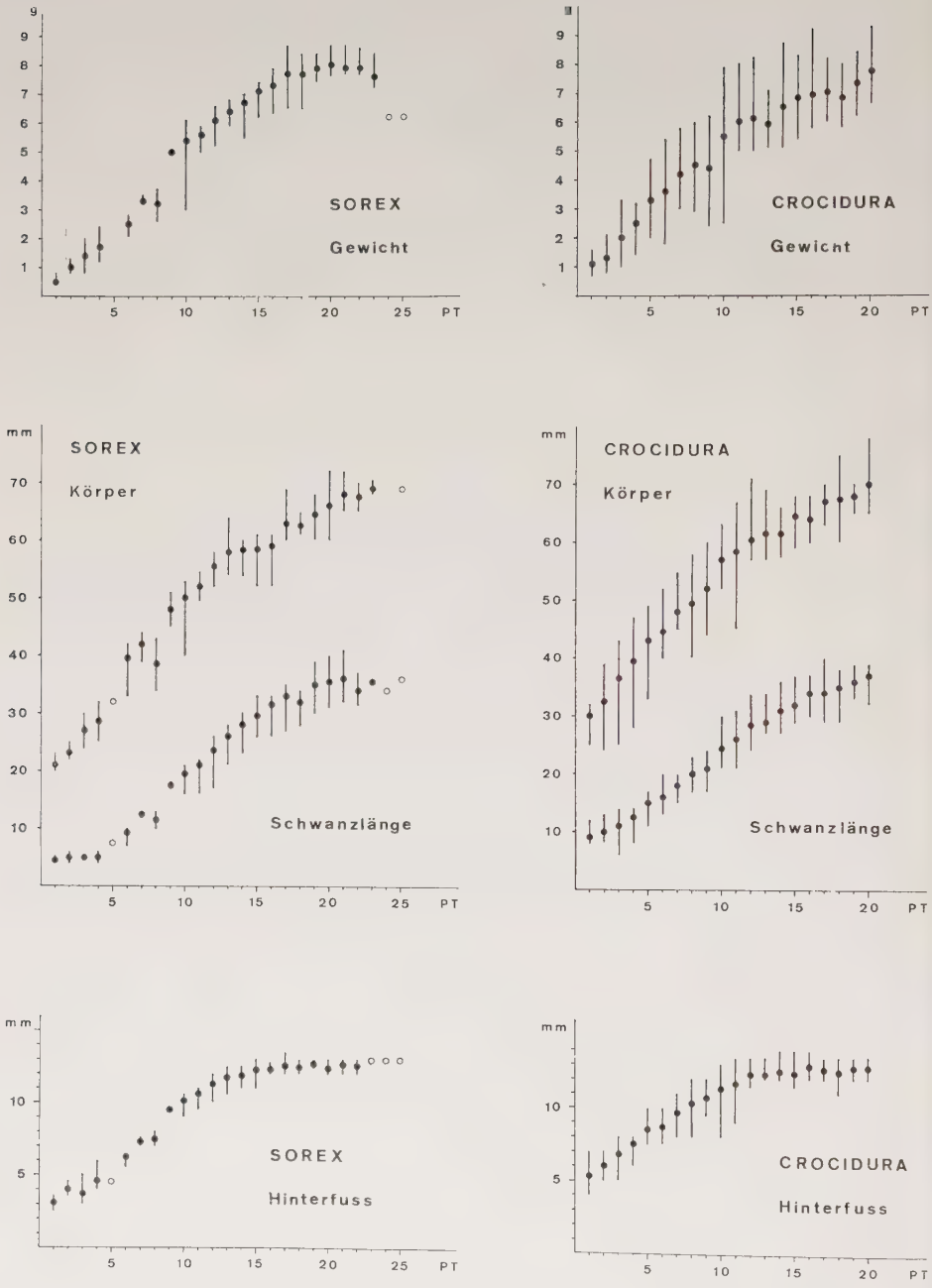


ABB. 6.

Messwerte von *Sorex araneus* und *Crocidura russula* (Durchschnitt und Variationsbreite, offene Kreise: nur ein Messwert).

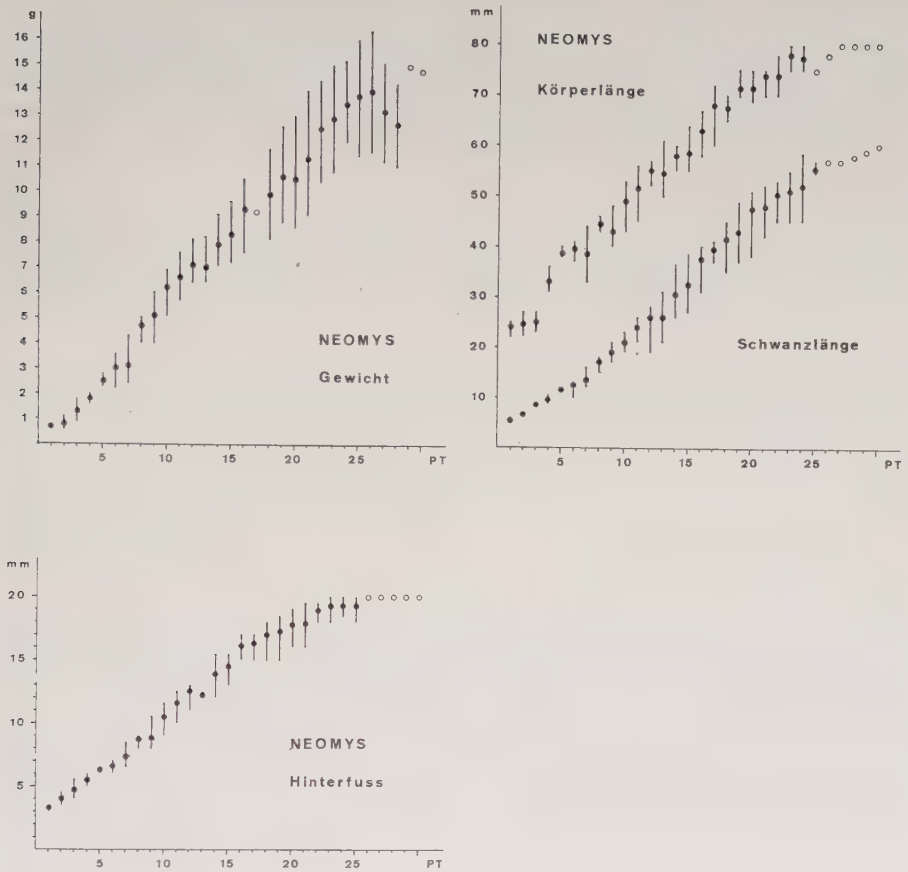


Abb. 7.

Messwerte von *Neomys fodiens* (Durchschnitt und Variationsbreite, offene Kreise: nur ein Messwert).

deutlich zu erkennen. *Verhalten:* Die Tiere sind im allgemeinen viel schreckhafter als bisher und zeigen eine starke Fluchttendenz, die offenbar auch hier mit der Lösung des Lidverschlusses korreliert ist.

N. f. 21. PT

Integument: Die längsten Schnurrhaare messen 12 mm. Die basalen Schwanzhaare sind noch immer nicht kammartig vorstehend. Sie entsprechen in ihrer Länge genau den Dorsalhaaren. *Augen:* Die Lider sind bei den meisten Tieren beidseitig getrennt, doch geben sie in vielen Fällen noch nicht das ganze Auge frei, der Lösungsprozess ist noch nicht abgeschlossen. *Verhalten:* Ein Tier droht bereits spitzmaustypisch mit aufgesperrtem Rachen.

N. f. 22. PT

Augen: Bei allen Tieren sind die Augen geöffnet. *Zahnentwicklung:* Die Fangzähne sind noch nicht durch die Gingiva hindurch gedrungen. Sie schimmern orange. Der Kot ist immer noch von hellem Grün; es ist sicher, dass die Tiere sich noch ausschliesslich von Muttermilch ernähren.

N. f. 23. PT

Zahnentwicklung: Die Zähne sind noch vollständig vom Zahnfleisch überdeckt. *Verhalten:* Die Tiere springen sehr flink.

N. f. 24. PT

Zahnentwicklung: Die Incisiven sind bereits sehr lang, sie sind aber noch nicht durchgebrochen. *Verhalten:* In 2 Würfen holt die Mutter die Jungen, die nach der Messung in den Käfig gesetzt worden sind, mit dem Nackenbiss ins Nest zurück (vergl. *Sorex* 16. PT). Auch *Neomys* kennt keine Transportmöglichkeit nach dem Karawanensystem.

N. f. 25. PT

Integument: Das längste Schnurrhaar misst 16 mm. Das längste Sinushaar der Unterlippe misst ca. 10 mm. Damit ist nahezu die Adultlänge erreicht, der weitere Zuwachs beträgt nur noch ein Geringes. Der ventrale Borstenkamm des Schwanzes ist noch immer nicht ausgebildet. *Zahnentwicklung:* Die untersten Fangzähne sind bereits sehr lang, doch jeder steckt noch in einer eigenen Zahnfleischhülle. Die Tiere haben demnach noch keine feste Nahrung aufgenommen, sobald man nämlich die Zähne mit einem harten Gegenstand berührt, reisst das darüber liegende Zahnfleisch.

N. f. 26. PT

Zahnentwicklung: Bei den meisten Tieren sind die Spitzen der vordersten Incisiven durchgestossen und liegen frei. *Verhalten:* Der Jungentransport durch die Mutter kann nicht mehr ausgelöst werden. Die Jungen sind sehr aggressiv; wenn man sie anfassen will, drohen sie mit weitgeöffnetem Maul, zwitschern und stellen sich auf die Hinterbeine oder werfen sich in Abwehrstellung auf den Rücken.

N. f. 27. PT

Zahnentwicklung: Die vordersten Incisiven liegen frei, ebenso der reisszahnförmige 2. Prämolar des Oberkiefers. Die oberen I^2 und I^3 und P^1 sind noch vom Zahnfleisch zugedeckt und zeigen graue Farbe. *Verhalten:* Ich werde zum ersten Mal von einer jungen Wasserspitzmaus gebissen. Die sonst übliche Kotabgabe beim Anfassen bleibt aus.

N. f. 28. PT

Die Zähne sind alle vollständig durch das Zahnfleisch gedrungen. Es ist anzunehmen, dass die Tiere selbständig fressen. *Verhalten:* Die Jungen sind ausserordentlich bissig. Eine Mutter stupst ihr Junges noch von hinten ins Nest!

N. f. 30. PT

Integument: Das längste Schnurrhaar misst 16 mm; es ist seit dem 25. PT kaum gewachsen. Der Borstensaum des Schwanzes ist nun deutlich in Entstehung begriffen; er wächst von der Schwanzspitze her und reicht bei diesem Stadium bis zur Schwanzmitte.

II. VERGLEICH WICHTIGER ENTWICKLUNGSSCHRITTE BEI *CROCIDURA*, *SOREX* UND *NEOMYS*

1. Problemstellung

Im beschreibenden Teil wurde deutlich, dass die Wald- und Wasserspitzmäuse offenbar in einem erstaunlich unentwickelten Zustand geboren werden, die neonate Hausspitzmaus hingegen bietet den uns vertrauten Anblick eines Nesthockers, wie wir ihn von neugeborenen Mäusen und Ratten gewohnt sind. Die Abbildung 8 vermag diese Situation deutlich zu illustrieren. Es ist klar, dass diese Differenzen mit der unterschiedlichen Dauer der Embryonalentwicklung, die bei *Sorex* und *Neomys* 20 Tage, bei *Crocidura* 30 Tage beträgt, zusammenhängen müssen. Allerdings lassen sich die exakten zeitlichen Korrelationen erst durch einen umfassenden Vergleich bestimmen.

Zur genauen Abklärung der Zusammenhänge sollen deshalb die markantesten Entwicklungsschritte der drei untersuchten Arten einander gegenübergestellt und wenn nötig durch histologische Untersuchungen ergänzt werden. Neben der Absicht, den Entwicklungsmodus der drei Arten zu charakterisieren, geht es auch darum, die bisher rein deskriptiv behandelten Fakten genauer zu analysieren und zu diskutieren, um so die Kenntnisse zur Soricidenontogenese zu vertiefen. Zur Auswertung wird das gleiche Material verwendet, das bereits dem I. Kapitel zu Grunde lag. Spezielle Methoden wie z.B. die histologische Technik werden an Ort und Stelle besprochen.

2. Transitorische Verschlüsse

Für die vergleichende Prüfung von Geburtszustand und Jugendentwicklung der Säuger haben seit jeher die transitorischen Verschlüsse eine Schlüsselstellung

eingenommen. Der wichtigste unter ihnen ist zweifellos der Lidverschluss, da sein Zustand bei der Geburt als auffälligstes Kennzeichen definitionsgemäss darüber entscheidet, ob das betreffende Tier als Nesthocker oder als Nestflüchter zu klassifizieren ist, unabhängig vom übrigen Entwicklungszustand wie z.B. der Ossifikation.

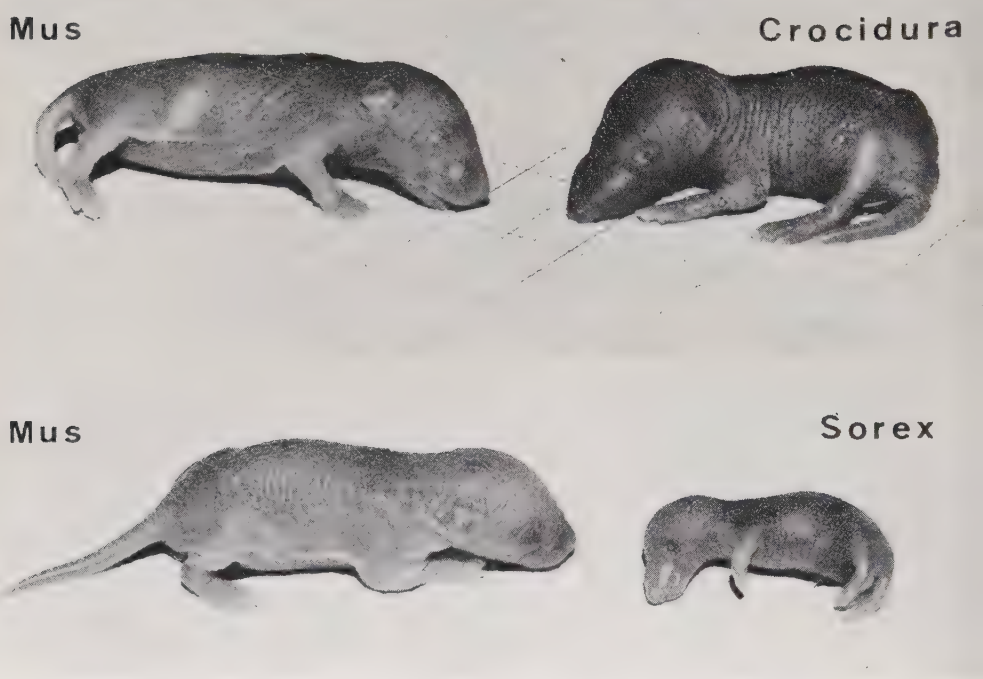


Abb. 8.

Neugeborene Haus- und Waldspitzmaus neben neugeborener Laboratoriumsmaus aufgenommen (gleicher Masstab).

Für eine grobe Kennzeichnung des Geburtszustandes mag diese Definition genügen. Es stellt sich jedoch die Frage, ob der Zeitpunkt der Lidöffnung überhaupt einem bestimmten, konstanten Entwicklungsstadium zugeordnet werden kann. Sollte es sich zeigen, dass sich die transitorischen Verschlüsse bezüglich der Gesamtentwicklung sehr variabel verhalten, dann wäre ihr Aussagewert nicht von jener Bedeutung, der ihnen oft beigemessen wird. Allerdings darf eine Überprüfung nur von solchen Formen ausgehen, die eindeutig dem Nesthockertypus angehören. Da beim Nestflüchter die transitorischen Verschlüsse ihre Funktion verloren haben, werden sie bereits intrauterin abgebaut. Bei diesen Formen sind sie demnach nur noch ontogenetische Reminiszenzen einer phylogenetischen

Rekapitulation. Es ist deshalb verständlich, dass ihre Ausbildung unter diesen Umständen nur noch mangelhaft erscheint oder früher Degeneration unterworfen ist. So tritt z.B. der für Marsupialier typische Lippenverschluss nur noch bei wenigen Eutherien auf.

In der vorliegenden Untersuchung werden deshalb zwei Gesichtpunkte besonders berücksichtigt: Als günstige äussere Merkmale sollen die transitorischen Verschlüsse mithelfen, den Ontogenesemodus der verschiedenen Arten zu charakterisieren. Ein Vergleich mit andern Entwicklungsschritten soll zeigen, welche Bedeutung diesen Verschlüssen für die Beurteilung des Entwicklungsgeschehens zukommt.

a) *Die Lippenverwachsung*

Lippenverwachsungen, die während der Ontogenese vorübergehend auftreten, sind allen neugeborenen Beuteltieren typisch. Diese besondere Mundgestaltung wurde bisher im Zusammenhang mit der speziellen Laktationssituation gesehen. Bei Eutherien war ein vorübergehender Lippenverschluss nur für wenige Arten nachgewiesen, so für das Reh von KEIBEL (1899) und für Schaf- und Rinderembryonen von WACHNITZ (1937). Der Beginn der Verwachsung geht hier ungefähr mit dem Augenverschluss einher, während die Lösung mit dem Wiederöffnen der Nasenlöcher zusammenfällt. R. WEBER (1949) versuchte, die amniotischen Verschlüsse auf Grund ihres Aufbaues unter Berücksichtigung des Periderms und der Epidermis in 3 Gruppen morphologischer Wertigkeit einzuordnen. Dabei rechnete er die partielle Verwachsung der Mundränder bei Rinderembryonen dem „primären" Verschlusstypus zu. Die Möglichkeit, dass es sich hier um einen zurückgebildeten „sekundären" Verschluss handeln könnte, wurde nicht in Betracht gezogen. Die dem „sekundären" Verschlusstyp zugehörige Lippenverwachsung der Beutler soll nach seiner Ansicht das Funktionell-Werden der primär funktionslosen Verschlüsse belegen.

MÜLLER (1968 c) hat nun versucht, den Lippenverschluss in einen andern sinnvollen Zusammenhang zu stellen: Dieser soll nämlich eine Kieferbewegung verunmöglichen und damit eine ungestörte Entwicklung des sekundären Kiefergelenkes und die Ablösung des primären Kiefergelenkes garantieren. Während bei Beuteltieren das Ende der Ablösung des primären Kiefergelenkes tatsächlich mit der Aufhebung der Lippenverwachsung zusammenfällt, ist bei den untersuchten Eutherien keine zeitliche Korrelation feststellbar, auch nicht bei *Erinaceus*, *Centetes*, *Mus*, *Felis* und *Talpa*, bei welchen diese Autorin ebenfalls embryonale Lippenverwachsungen nachweisen konnte.

Der Nachweis eines Lippenverschlusses bei Soriciden fehlte bis in die jüngste Zeit, da man sich auf die Beschreibung der Fernsinnesorgane beschränkt hatte. DRYDEN (1968) hat nun bei *Suncus murinus* dieses Faktum beachtet und beschreibt

den Mund des Neugeborenen als zu 2/3 verwachsen. Dieser Verschluss ist bis zum 5. Tag zurückgebildet.

Crocidura russula :

Die Jungen werden mit einem gut ausgebildeten Lippenverschluss geboren. Ca. 2/3 der Unterlippenlänge sind mit der Oberlippe verwachsen; das Ausmass entspricht also etwa demjenigen bei *Suncus murinus*.

Bei den Embryonen vom 20. Ontogenesetag sind die Lippenränder noch vollständig frei. Am 22. Ontogenesetag dagegen sind sie bis zur Hälfte verwachsen. Der vordere Mundabschnitt ist bei diesem Stadium noch nicht fertig ausdifferen-

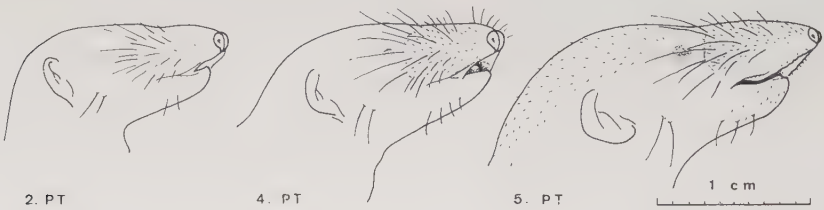


Abb. 9.

Lippenverschluss von *Crocidura russula*. Am 4. PT ist der Verschluss schwach zurückgebildet, am 5. PT ist er vollständig gelöst.

ziert; der Unterkiefer scheint in den Proportionen noch zu kurz und die Zungenspitze ragt etwas heraus. Die Verschlussphase fällt zeitlich mit dem Augenverschluss zusammen, wobei letzterer jedoch früher abgeschlossen ist. Am 25. Ontogenesetag zeigt sich die Lippenverwachsung in der vollen Ausdehnung wie bei der Geburt, doch dürfte dieser Zustand bereits ein oder zwei Tage früher erreicht worden sein.

Am Neugeborenen fällt die Lippenverwachsung besonders beim häufigen Rufen auf, das ein bedeutendes Öffnen des Mundes erfordert. Dabei müssen starke Kieferbewegungen ausgeführt werden, die zeigen, dass der Lippenverschluss sich hier als eine elastische Membran erweist, die Mundbewegungen im nötigen Rahmen ohne weiteres zulässt, möglicherweise jedoch Extremsituationen verhindert. Normale Bewegungen sind demnach möglich, obschon das primäre Kiefergelenk durch den Meckelschen Knorpel mit dem Dentale noch fest verbunden ist. Ein Lippenverschluss vermag folglich niemals ein funktionstüchtiges Kiefergelenk stillzulegen. Des weiteren zeigen die Tiere, dass die Funktionstüchtigkeit des sekundären Kiefergelenkes entgegen den Vermutungen von Müller (1968 c) vor der Malleusablösung und vor der Lösung des Lippenverschlusses erreicht wird.

Die Lösung des Lippenverschlusses geht sukzessive vor sich. Am Tag vor der endgültigen Ablösung kann nur noch ein kleines Häutchen im Lippenwinkel beobachtet werden, das an fixierten Tieren nicht mehr sichtbar ist. Als Stichtag wird der Tag definiert, an dem keine Spur von einem Häutchen mehr nachweisbar ist, was eine genaue Kontrolle am Vortag voraussetzt. Der Lösungsvorgang ist beim grössten Teil der Tiere am 5. oder 6. Postembryonaltag abgeschlossen (Abb. 9/10).

Der histologische Feinbau des Lippenverschlusses und seine Lösung, die unter Ausbildung von Keratohyalingranula vor sich geht, stimmt genau mit den von MÜLLER (1968 a) gefundenen Ergebnissen am neonaten Igel überein. Nach der Terminologie von R. WEBER (1949) ist dieser Verschluss sicher dem „sekundären" Typ zuzuordnen. Das lässt die für andere Eutherien nachgewiesenen Lippenverschlüsse, die auf die Embryonalphase beschränkt sind, als rudimentäre Gebilde deuten.

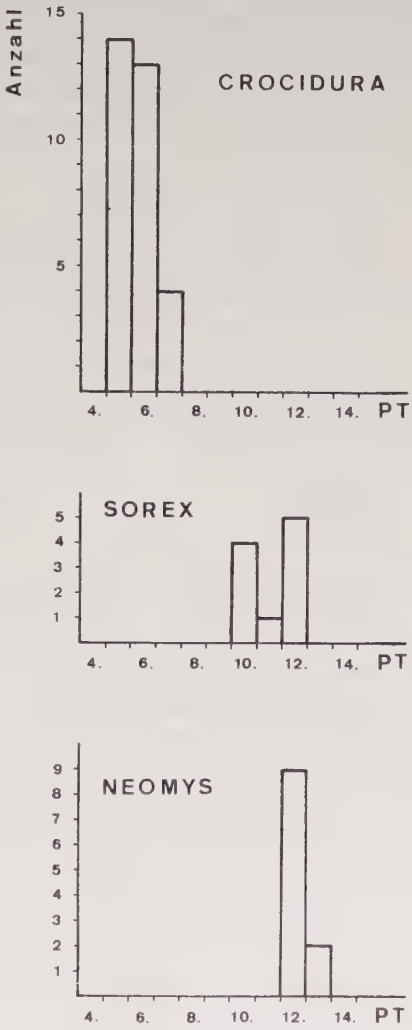


ABB. 10.
Öffnungszeitpunkt des Lippenverschlusses bezogen auf die Geburt.
Crocidura n = 31, *Sorex* n = 10, *Neomys* n = 11.

Sorex araneus:

Die Neugeborenen dieser Art zeichnen sich durch einen sehr starken Lippenverschluss aus, der 3/4 der Mundränder betrifft. Die von mir gehaltenen Tiere erzeugten in diesem Alter keine Rufe, eine Bewegung des Unterkiefers konnte deshalb kaum beobachtet werden. ZIPPELIUS (1958) gibt allerdings an, dass bei hartem Anfassen bereits ganz junge Tiere einen Schrecklaut von sich geben, der am 8. Tag dem Drohlaut adulter Tiere ähnlich ist. Leider fehlt ein präziser Hinweis, ob die Laute wirklich schon am ersten Lebenstag auftreten. Bei meinen Tieren wurde der erste Laut am 9. Tag gehört, wobei die grosse Lautstärke ein früheres Rufvermögen wahrscheinlich macht, also auch zu einem Zeitpunkt, in

welchem der Lippenverschluss noch intakt ist. Der Mund wird vom neugeborenen Tier ganz verschlossen gehalten — im Gegensatz zum Mund des neonaten Beutlers — so dass das Fassen der Zitzen mit einer schwachen Kieferbewegung verbunden sein muss, und das zu einem Zeitpunkt, in welchem histologisch am sekundären Kiefergelenk noch keine Gelenkspalte nachgewiesen werden kann! Am 8. Tag setzt eine deutliche Lösung der Verwachsung ein, die langsam fortschreitet; sie war beim einen Wurf am 10. Tag, in andern Fällen am 11. oder 12. Tag vollzogen.

Neomys fodiens :

Der Zustand der Lippenverwachsung bei neonaten Wasserspitzmäusen ist gleich wie bei der Waldspitzmaus, er umfasst etwa 3/4 der Lippenränder. Eine deutlich Lösung des Verschlusses setzt meist am 10. Tag ein. Bei zwei Würfen war er am 12. Tag vollständig gelöst, bei einem 3. Wurf wurde dieser Zustand erst am 13. Tag erreicht. Die Verteilung der 11 kontrollierten Individuen geht aus der Abbildung 10 hervor.

Diskussion

Vergleichen wir den Lippenverschluss bei der Wald- und Wasserspitzmaus, so stellen wir eine zeitliche und morphologische Übereinstimmung fest; dagegen fällt die frühe Ablösung bei der Hausspitzmaus auf. Der zeitliche Unterschied der Ablösung, bezogen auf die Geburt, beträgt 5½ bis 6 Tage. Wenn wir als Bezugssystem den Entwicklungsbeginn einsetzen, so erfolgt im Fall der Hausspitzmaus die Ablösung am 35.—36. Ontogenesetag, für die Waldspitzmaus am 31. und die Wasserspitzmaus am 32. Ontogenesetag. In diesem Bezugssystem müsste man demnach eine etwas beschleunigte Entwicklung für *Sorex* und *Neomys* annehmen. Dies gilt auch für den Beginn der Verwachsung, der bei *Sorex* und *Neomys* mindestens 2, wahrscheinlich aber 3 Tage früher einsetzen muss, damit der Verschluss am 21. Ontogenesetag, d.h. auf den Geburtsmoment, fertig ist. Der Lippenverschluss von *Sorex* und *Neomys* stellt in seiner Ausbildung für die Eutherien etwas Einmaliges dar, wird er doch von der Waldspitzmaus beinahe während der ersten Hälfte der Jugendentwicklung beibehalten. Er dürfte in einer derart guten postnatalen Ausbildung nur noch bei andern Vertretern der Soricoidea gefunden werden. Sein verhältnismässig langes Vorhandensein bietet ein weiteres Indiz zum besonders primitiven Geburtszustand dieser Gattungen.

Trotz dieser günstigen Voraussetzung ist es nicht möglich, die Diskussion um die Funktion befriedigend zu klären. Es fällt auf, dass trotz des Lippenverschlusses bei allen drei Arten eine Kieferbewegung möglich ist, obwohl das primäre Kiefergelenk noch fest mit dem Dentale verbunden ist. Die Ablösung des Meckelschen Knorpels erfolgt bei allen Arten erst 2—3 Tage *nach* der vollständigen Rückbildung des Lippenverschlusses. Dieses widerspricht der Ansicht

von MÜLLER (1968 c), welche postuliert, dass bis zur Ablösung des Malleus das Kiefergelenk durch einen Lippen- oder Wangenverschluss blockiert werden muss: „Dass eine Kieferbewegung durch die Lippenverwachsung verunmöglicht wird, haben wir bereits gezeigt und auf den wichtigen Umstand hingewiesen, dass die Stilllegung der Kiefer bis zur Verselbständigung des Articulare bestehen bleibt. Wir schliessen daraus, dass der Funktionsbeginn des SKG (sekundäres Kiefergelenk) mit der Ablösung des Malleus zusammenfällt." Zur Stützung ihrer Hypothese beruft sich die Autorin auf die Ergebnisse von PRECHTL und SCHLEIDT (1950/51) welche zwei Saugmodi unterschieden haben, das ontogenetisch früher auftretende Pumpsaugen und das später auftretende Lecksaugen. Für das Pumpsaugen gibt MÜLLER folgende Beschreibung: „Bei dem von ihnen als Pumpsaugen bezeichneten Modus wird die tief ins Maul genommene Zitze mit beiden Lippen fest umschlossen. Perioden von rasch erfolgenden Saugbewegungen werden durch kurze Pausen geschieden. Aktiver Teil scheint beim Trinken nur die Zunge zu sein, da die Kiefer ruhig stehen und ausschliesslich Bewegungen des Mundbodens und Schluckens zu beobachten sind." Anschliessend wird eine Tabelle angeführt, in der 9 der 11 Beispiele (alle ausser den Marsupialiern) von den erwähnten Autoren stammen; sie soll zeigen, dass das Pumpsaugen für Nesthocker typisch ist, das Lecksaugen für Übergangsformen und Nestflüchter wie z.B. *Cavia cobaya*.

PRECHTL und SCHLEIDT (1950/51) lesen sich im Original jedoch ganz anders. Das Pumpsaugen wird zwar für die gleichen Arten angeführt wie bei MÜLLER, d.h. für Maus, Ratte, Katze und Mensch, wobei dieser Pumpmodus allerdings anders funktioniert, als dies von MÜLLER angegeben wird. Er ist für nackte, blinde Gelbhalsmäuse (*Apodemus flavicollis*) beschrieben: „Von diesem Suchautomatismus unabhängig, treten vor allem bei hungrigen Tieren spontane Saugbewegungen auf, das ist rhytmisches Heben und Senken des Unterkiefers (vielleicht auch Bewegungen der Zunge?)." Die Bewegung der Zunge wurde von den Autoren mit Fragezeichen versehen und ist demnach durchaus nicht bewiesen, während die Kieferbewegungen das Pumpsaugen geradezu charakterisieren. Demgegenüber wird der Saugmodus für das Meerschweinchen als Lecksaugen bezeichnet und wie folgt beschrieben: „Die Zitze wurde sehr tief ins Maul zwischen die schon sehr kräftigen Schneidezähne genommen und von den Lippen umfasst. Das Saugen erfolgte in sehr raschen, aus 3—7 Saugbewegungen bestehenden Perioden, die durch 1—2 sec dauernde Pausen geschieden waren. Aktiver Teil scheint beim Trinken nur die Zunge zu sein, da die Kiefer dabei ruhig standen und ausschliesslich Bewegungen des Mundbodens und Schluckens zu sehen waren." Diese Angaben von PRECHTL und SCHLEIDT beweisen also just das Gegenteil dessen, was MÜLLER zu demonstrieren suchte: Der Saugmodus der typischen Nesthocker erfordert eine Bewegung der noch unfertigen doppelten Kiefergelenkung, statt diese zu verhindern. Dass mit dem Pumpsaugen eine typische Kieferbewegung verbunden ist, beobachte auch FRANK (1952) an

jungen Eichhörnchen. Diese Ergebnisse, ergänzt durch die vorliegenden Beobachtungen an Soriciden, zeigen, dass die Theorie von MÜLLER von dieser Seite her keine Unterstützung findet und dass die richtige funktionelle Deutung des Lippenverschlusses unter den dargebotenen Hypothesen noch keineswegs fest liegt.

Es stellt sich die Frage, ob bei der bisherigen Diskussion um die Funktionstüchtigkeit dieses Doppelgelenkes der Unterkiefer und der Meckelsche Knorpel nicht zu sehr als starre Einheit betrachtet worden sind. Überlegungen, wie sie in bezug auf diarthognathe fossile Adultformen gemacht worden sind, dürfen nicht einfach auf Ontogenesestadien übertragen werden. Während eine Bewegung des Unterkiefers im Dentale-Squamosum-Gelenk auch ohne fertige Gelenkspalten möglich ist, scheint mir für diese Ontogeneseformen auch die Verbiegung des Meckelschen Knorpels oder gar eine Bewegung mitsamt dem Incus keineswegs ausgeschlossen. Für diese Interpretation spricht auch die Tatsache, dass der anatomische Bau des Gelenkes zwischen Hammer und Amboss eine Kieferbewegung von beobachtetem Ausmass kaum zulassen würde. Man darf in diesem Zusammenhang nicht vergessen, dass die an diesen Entwicklungsstadien gefundenen Verhältnisse nicht reine Rekapitulation der Ausschaltung des primären Kiefergelenkes darstellen. Die gesamte ontogenetische Ausbildung steht bei diesen rezenten Formen bereits im Zeichen der zukünftigen ausschliesslichen Funktion der Schallübertragung. Dies geht auch aus der Arbeit von TUMARKIN (1968) hervor, der für die phylogenetischen Vorgänge der Kiefergelenkablösung eine sehr plausible Erklärung fand. Nach diesem Autor wurde der Quadratum-Articulare-Komplex nicht sekundär in ein bereits kompliziertes Gehörorgan aufgenommen, dessen Schalleitung vorerst allein über einen Stapes erfolgt war (typisch für alle Archosauria), vielmehr diente der Unterkiefer bereits vor der Abgliederung des primären Kiefergelenkes als Schalleiter. Die Gehörknöchelkette der Säuger wäre demnach durch direkte kontinuierliche Spezialisierung entstanden; die Ablösung von Quadratum und Articulare stand folglich von vornherein im Dienste des Gehörsinnes. Künftige Untersuchungen im Zusammenhang mit dem Kiefergelenk werden diesen Gesichtpunkt berücksichtigen müssen.

Da entscheidende Argumente gegen eine Gelenkblockierung durch den Lippenverschluss sprechen, anderseits jedoch dieser Verschluss bei den Eutherien nicht (mehr ?) wie bei den Marsupialia zur Anheftung der Jungen an die Zitzen dient, stellt sich erneut die Frage nach der Funktion. Es soll deshalb zu den bestehenden Hypothesen noch eine weitere zur genauen Überprüfung vorgeschlagen werden. Beim ontogenetisch früher auftretenden „Pumpsaugen" müssen mit dem Mund gleichzeitig zwei entgegengesetzte Bewegungen ausgeführt werden: Während der Kiefer sich rhythmisch hebt und senkt, sollten die Lippenränder seitlich dicht zusammengepresst werden. Diese gegenläufigen Bewegungen könnten sich unter Umständen gegenseitig stören. Bei verwachsenen Lippenrändern kann jedoch auf das aktive Zusammenpressen der Lippen verzichtet

werden. Bei dieser Interpretation wird auch klar, weshalb der Lippenverschluss bei den Muriden nur noch embryonal angedeutet wird: Im Gegensatz zu den Insektivoren ist die Mundspalte bei ihnen nur sehr klein; die Wange, die bis weit nach vorne reicht, bildet bereits einen primären seitlichen Verschluss, der das Pumpsaugen auf entsprechende Weise erleichtert. Diese Wangenbildung ist natürlich ebenso elastisch wie der Lippenverschluss und kann deshalb als Gelenkblockierung ebenfalls nicht in Frage kommen. Für das von PRECHTL und SCHLEIDT (1950/51) beschriebene Lecksaugen, das ontogenetisch später auftritt, ist ein Lippenverschluss nicht mehr nötig. Dies erklärt auch, weshalb dieser Verschluss nur noch bei wenigen Eutherien ausgebildet wird.

Definitive Schlüsse können noch nicht gezogen werden. Möglicherweise bieten jedoch gerade die Verschlüsse bei *Sorex* und *Neomys* die Voraussetzung, um die funktionelle Bedeutung der Lippenverwachsung experimentell abzuklären

b) *Die Finger- und Zehenverwachsung*

Die sekundäre Verwachsung der Finger und Zehen nimmt unter den transitorischen Verschlüssen eine ähnliche Stellung wie die Lippenverwachsung ein: Sie muss nicht einem sich entwickelnden Organ das feuchte Milieu garantieren. Über die eigentliche Funktion ist jedoch nichts bekannt. Dass es sich nicht um zufällige Orimente im Sinne von WEBERS „primären" (afunktionellen) Verschlusstypen handelt (R. WEBER, 1949), geht aus der Tatsache hervor, dass die Verwachsung nur bei Nesthockern gefunden werden kann, bei Nestflüchtern jedoch auch embryonal nicht mehr nachweisbar ist. DIETERLEN (1963) schreibt dazu: „Das Verwachsen von Fingern und Zehen scheint bei Nesthockern für die ersten Lebenstage einen Anpassungswert zu besitzen." Möglicherweise wird eine funktionelle Deutung unter Berücksichtigung der Skelett- und Integumententwicklung möglich.

Die sekundäre Finger- und Zehenverwachsung ist nur bei wenig systematischen Einheiten beobachtet worden. Zahlreiche Beispiele finden sich unter den *Myomorpha*: *Mus musculus*, *Rattus norvegicus* (HENNEBERG, 1937), *Clethrionomys glareolus* (MAZAK, 1962), *Mesocricetus auratus*, *Microtus arvalis* und *Meriones shawi*. Nicht ganz abgeklärt ist dieser Verschluss bei der Birkenmaus, *Sicista betulina*. PUCEK (1958) schreibt vom 2. Postembryonaltag: „... die Zehen sind deutlich voneinander abgeteilt, ...". Die leider schlecht reproduzierten Fotos vermitteln jedoch den Eindruck von verwachsenen Zehen. Das einzig sichere Gegenbeispiel unter den Mäusen bildet die Gattung *Acomys*, deren Junge als Nestflüchter geboren werden. Ein Zehenverschluss ist hier auch embryonal nicht nachweisbar (DIETERLEN, 1961). Die zweite Unterordnung der Rodentia, die vorwiegend Nesthocker aufweist, ist die der *Sciuromorpha*. Neugeborene Eichhörnchen (*Sciurus vulgaris*) wurden von FRANK (1952) beschrieben; sie hatten postnatal keine verwachsenen Finger und Zehen. Dieser Verschluss tritt auch

beim Ziesel (*Citellus citellus*) während der gesamten Ontogenese nie auf (VÖLKER, 1922). Es besteht die Möglichkeit, dass dieser Verschluss unter den Nagern nur den *Myomorpha* zukommt.

Für die Insektivoren existieren nur spärliche Nachweise, die sich auf die Familie der Soriciden beschränken. BLOSSOM (1932) beschreibt die Finger- und Zehenverwachsung für neonate *Sorex cinereus* HAMILTON; (1944) dagegen schreibt von *Cryptotis parva*: „The toes were all separated with small but distinct claws." Die beigefügte Abbildung zeigt jedoch eindeutig verwachsene Zehen. Für *Suncus murinus* berichtet DRYDEN (1968), dass die Finger bis zur Hälfte verwachsen sind. Ihre Lösung erfolgte am 6. oder 7. Postembryonaltag.

Crocidura russula:

Die Zehenverwachsung muss bei der Hausspitzmaus am 23. Ontogenesetag erfolgen. Am 22. Tag fehlt noch jedes Anzeichen einer Verwachsung, also zu einer Zeit, da der Lidverschluss intensiv in Entstehung begriffen ist. Am 25. Ontogenesetag sind die Zehen verwachsen. Der Vorgang geht demnach in gleicher Reihenfolge wie bei Rattus vor sich. Dort beginnen sich nach 17 Embryonaltagen die Augen zu verschliessen, während die Finger und Zehen noch frei sind. Bereits ein Tag später ist jedoch die Zehenverwachsung vollständig (HENNEBERG, 1937). Dieser Vorgang fällt damit zeitlich in die Periode der allgemeinen transitorischen Verschlussbildung.

Bei der Geburt sind Finger und Zehen verwachsen, jedoch nicht bis zur Nagelanlage, sondern nur bis zur Basis der Endphalanx. Ein distaler Teil bleibt demnach immer frei. Der Lösungsvorgang beginnt bald nach der Geburt und benötigt 3—5 Tage. Er beginnt beim 1. und 5. Strahl und setzt bei der Hand etwas früher ein als beim Fuss. Am folgenden Tag sind der 1. und 5. Strahl meistens bis zur Hälfte abgetrennt, während die 3 Innenstrahlen erste Anzeichen einer Trennung aufweisen. Am 3. Tag der Ablösung sind der erste und letzte Strahl meistens ganz abgetrennt, die 3 inneren dagegen sind noch zu 1/3 bis 2/3 ihrer Länge verbunden. Die vollständige Ablösung (Stichtag) wird erst am nächsten Tag erreicht.

Die früheste Ablösung wurde am 6. Postembryonaltag beobachtet, die späteste bei einem extrem unterernährten Wurf am 10. PT. Aus der Abbildung 11 ist ersichtlich, dass der Lösungsprozess normalerweise am 7. oder 8. PT abgeschlossen ist. Die vollständige Trennung kann nur am lebenden Tier genau beobachtet werden, ist sie noch nicht ganz abgeschlossen, spannt sich im Winkel zwischen den Zehen eine schwimmhautähnliche Membran aus, die an fixierten Tieren bei der Kontrolle sofort reisst.

Der histologische Lösungsprozess erfolgt auf sehr einfache Weise durch Verhornung (Abb. 12). Bevor die Zellen definitiv verhornen, nehmen sie eine längliche Gestalt an und bilden sehr viele kleine Keratohyalingranula. Gleich-

zeitig erfolgt auch die Degeneration des Zellkerns. Dieser Vorgang unterscheidet sich durch nichts von der Verhornung der normalen Epidermis. Die Keratohyalingranula sind von der Grösse, wie sie beim gleichen Tier im normalen Stratum granulosum anzutreffen sind; ihr Durchmesser beträgt weniger als 0,001 mm.

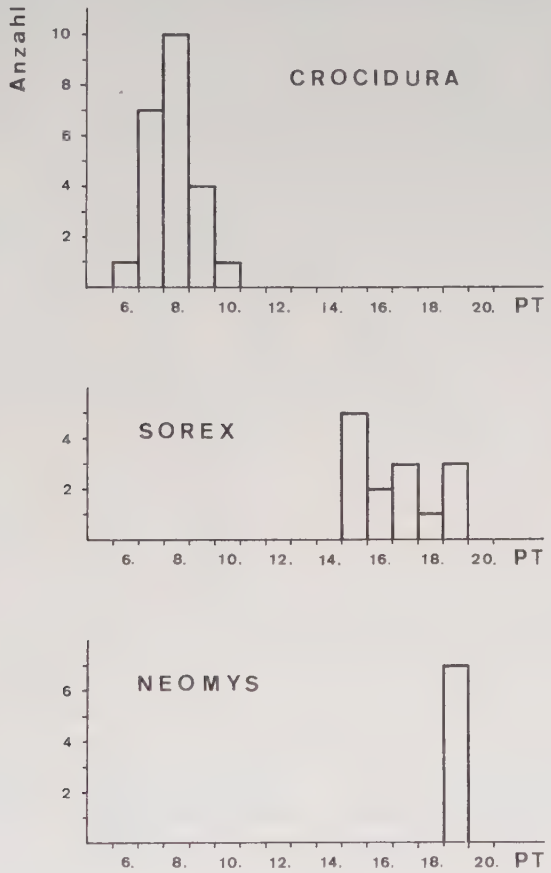


Abb. 11.

Zeitpunkt der Lösung der Zehenverwachsung bei *Crocidura* (n = 22), *Sorex* (n = 14) und *Neomys* (n= 7).

Im Lippen-, Augen- und Ohrverschluss dagegen sind die Keratohyalingranula deutlich grösser, jedoch nirgends von der bedeutenden Ausbildung, wie sie für *Sorex* und *Neomys* typisch ist.

Sorex araneus :

Die sekundäre Finger- und Zehenverwachsung muss spätestens am 20. Ontogenesetag erfolgen, denn im Geburtsmoment am 21. Tag ist der Verschluss

vollständig und reicht bis fast zur Fingerspitze. Einzig die Nagelanlagen bleiben getrennt. In diesem Zustand sieht die Hand dem embryonalen Palettenstadium ähnlich. Während sich Hand und Fuss weiter ausdifferenzieren (es werden die Krallen ausgebildet, und auf der Dorsalseite setzt starkes Haarwachstum ein), bleiben die Finger und Zehen noch lange verwachsen. Erste deutliche Anzeichen einer baldigen Lösung treten am 12. und 13. Postembryonaltag auf. Der Vorgang dauert 4—6 Tage; er war bei 4 Würfen vom 15. bis zum 19. PT abgeschlossen. Der Durchschnitt liegt bei 16,6 wobei der 17. Tag etwa die Mitte der Variationsbreite darstellt (Abb. 11).

Neomys fodiens :

Die Finger- und Zehenverwachsung neonater Wasserspitzmäuse zeigt die gleiche Ausgestaltung wie bei *Sorex*. Der Lösungsvorgang setzt etwas später ein, d.h. am 14.—16. PT. Bei allen 7 beobachteten Tieren waren die Verwachsungen am 19. Tag ganz aufgehoben.

Der Aspekt des histologischen Lösungsprozesses ist bei der Wald- und Wasserspitzmaus deutlich von jenem der Hausspitzmaus verschieden. Die Verschlussnaht wird zwar ebenfalls innerhalb der verhornten Epidermisschicht getrennt, doch finden sich in der Vorstufe zur Verhornung keine Zellen, die mit kleinen Keratohyalingranula angefüllt sind. Bei diesen Arten scheint sich das Keratohyalin um ein bis zwei Zentren pro Zelle anzulagern (oder in ein bis zwei Vakuolen abzusondern ?). Bis zur endgültigen Verhornung haben diese Keratohyalinkonkremente oft eine Länge von 0,02 mm erreicht. Sie erscheinen in der Azanfärbung dunkelrot, in der Ladewigfärbung schwarz. Verhornte Zellen färben sich mit Azan ebenfalls rot, mit Ladewig dagegen gelblichbraun.

Die Lösung durch Verhornung unter vorausgehender Bildung von grossen Keratohyalinschollen ist für alle untersuchten epithelialen Verschlüsse bei der Wald- und Wasserspitzmaus typisch. Beim Ohrverschluss kommt dann allerdings noch die Beteiligung der Haare dazu. Da die Extremitäten der Wald- und Wasserspitzmäuse bereits lange vor der Trennung der Zehen stark behaart sind, stellt sich die Frage, warum diese Behaarung den Verschluss nicht stört oder gar vorzeitig auflöst. Ein flacher Schnitt durch die Hand zeigt, dass die Haare, solange die Finger verwachsen sind, nur dorsal und ventral der Verwachsung die Epidermis durchstossen, was durch eine ganz bestimmte Haarstellung erreicht wird (Abb. 12).

Diskussion

Während *Crocidura russula* einen Zehenverschluss zeigt, der durchaus mit dem der Muriden vergleichbar ist (bei *Mus musculus* findet die Ablösung am 6. PT statt), finden wir den Verschluss bei den untersuchten Soricinae noch am 15. Tag nach der Geburt, obschon das Integument an Händen und Füssen sehr weit ausdifferenziert ist. Die Entwicklung erscheint deshalb vollständig disharmonisch

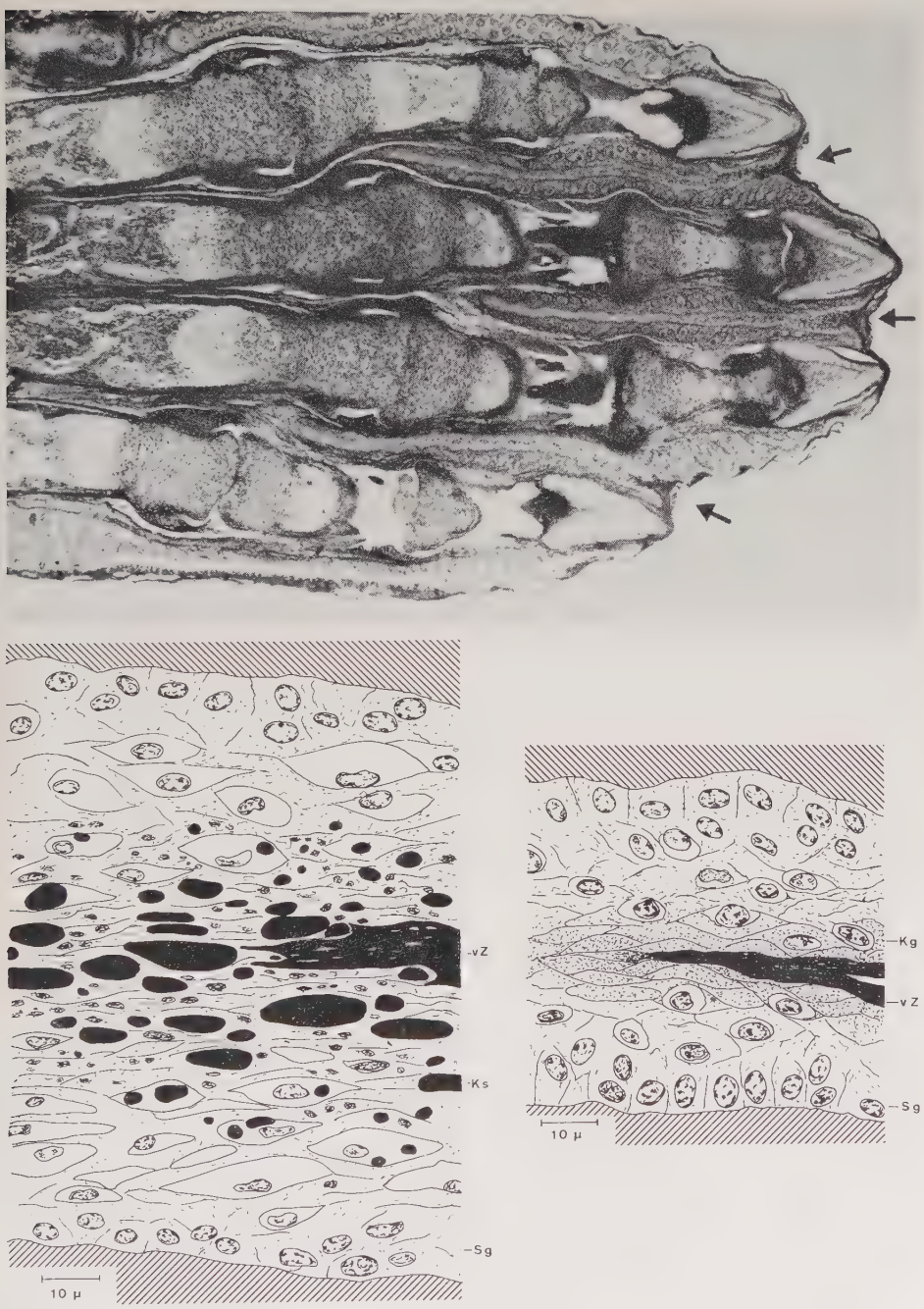


ABB. 12.

Verwachsung der Finger bei Soriciden. Oben: Hand von *Neomys fodiens* am 10. PT (Azan). Links: Histologischer Aspekt der Verhornung in der Verwachsungsnaht bei *Sorex araneus* am 35. OT; rechts: die entsprechende Stelle bei *Crocidura russula* am 35. OT. Kg Keratohyalingranula, Ks Keratohyalinschollen, Sg Stratum germinativum, vZ verhornte Zellen.

zu verlaufen. Bezieht man den Lösungsvorgang jedoch auf das ontogenetische Alter zeigt es sich, dass er sich bei allen 3 Arten erstaunlich synchron um den 38. Ontogenesetag vollzieht! Es scheint demnach eine primäre Abhängigkeit vom Entwicklungsalter vorzuliegen.

Die eingangs geäusserte Vermutung, dass die Lösung des Verschlusses einem bestimmten Ossifikationsstadium der Extremitäten zugeordnet werden kann, erwies sich als falsch. Die Abbildung 34 zeigt, dass der Zehenverschluss bei *Crocidura russula* bereits während der Ossifikation der Carpalia abgebaut wird, d.h. zu einem Zeitpunkt, in dem noch keine Epiphysen verknöchert sind. Bei *Sorex* und *Neomys* dagegen erfolgt die Lösung erst viel später, kurz nach der Verknöcherung der meisten Extremitätenepiphysen. Die unterschiedliche Integumentsituation um den Lösungszeitpunkt und die fehlende Korrelation zu bestimmten Ossifikationsvorgängen erschwert die Deutung dieses Verschlusses. Mit Sicherheit müssen die Verhältnisse von *Sorex* und *Neomys* als ursprünglicher aufgefasst werden. Auf welche Weise der Fuss durch diese transitorische Verwachsung geschützt wird, kann nur vermutet werden. Die Verwachsung könnte wie eine „Bandage" dem kleinen Fuss verbesserte Stabilität verleihen. Andererseits sind jedoch gerade die Wald- und Wasserspitzmäuse trotz fortgeschrittener Ossifikation so auffällig unbeweglich, dass man fast versucht ist, diesen Verschluss als „Hemmschuh" zu betrachten, der die Tiere auf einen engen Nestbezirk bindet. Das typisch apathische Verhalten bei bereits fortgeschrittener Körperentwicklung muss jedoch eher mit der Entwicklung des Zentralnervensystems und dem speziellen Ontogenesemodus in Zusammenhang stehen und kann kaum auf einen solchen Hemmechanismus zurückzuführen sein. Möglicherweise könnte auch hier mit experimentellen Versuchen die wirkliche Funktion abgeklärt werden.

c) *Der Ohrverschluss*

Der sekundäre Verschluss des äusseren Gehörganges ist für alle Säuger typisch; beim Nesthocker garantiert er nach der Geburt eine ungestörte Weiterentwicklung des Gehörorganes, beim Nestflüchter wird er bereits intrauterin zurückgebildet und hat darum seine Funktion verloren. Entsprechend dem unterschiedlichen Geburtzustand und den gruppentypischen Ohrformen ist die Ausbildung des Ohrverschlusses sehr vielgestaltig. Meistens kollabiert ein Teil oder sogar der ganze Meatus acusticus externus. Dazu treten oft Epithelwucherungen im Bereich des Cavum conchae auf, die den Gehörgang ganz überwachsen, und endlich beteiligt sich bei vielen Formen mehr oder weniger stark die Ohrmuschel. Beim Schwein und beim Kaninchen betreffen die Verwachsungen hauptsächlich das Gebiet des Cavum conchae (HENNEBERG, 1908). Bei der weissen Maus ist in extremer Weise die Auricula beteiligt, indem sie nach vorne umklappt, das Cavum überdeckt und mit der Gesichtshaut verwächst. Die Öffnung des Verschlusses erfolgt in zwei Stufen; zuerst löst sich die Ohr-

muschel am 4. Postembryonaltag ab; der Porus acustucus externus wird jedoch erst am 10. Tag von der Epithelwucherung freigegeben. Bei der Ratte bleibt die Ohrmuschel während 7 Tagen verwachsen; bei der nahverwandten Stachelmaus dagegen, wo diese Situation intrauterin durchlaufen wird, dauert dieser Zustand nur noch 4 Tage (DIETERLEN, 1963). Beim Meerschweinchen, einem extremen Nestflüchter, ist die Ohrmuschel gar nicht mehr am Verschluss beteiligt, d.h. für Nestflüchter kann der Ohrverschluss stark reduziert sein.

Für die Soriciden, die durchwegs zu den Nesthockern gehören, ist ein gut ausgebildeter Ohrverschluss selbstverständlich. Zwar wurde dieser Verschluss bei der Beschreibung von Neonaten hie und da erwähnt, das weitere Geschehen aber meistens nicht mehr verfolgt. Der Zeitpunkt der Freilegung des Gehörganges war bisher nur von 2 Arten bekannt. HAMILTON (1929) beobachtete diesen Vorgang bei *Blarina brevicauda* am 14. PT und DRYDEN (1968) bei *Suncus murinus* 5—9 Tage nach der Geburt. Über die Art des Verschlusses finden sich jedoch keine Angaben.

Crocidura russula:

Die Beteiligung der Auricula erscheint makroskopisch für alle 3 untersuchten Gattungen einheitlich. Die Entstehung des Verschlusses konnte bei der Hausspitzmaus genau beobachtet werden: Am 20. Ontogenesetag ist die Scapha bereits deutlich ausgeformt. Sie steht zu diesem Zeitpunkt schräg nach vorn; auf der Innenseite sind die beiden spitzmaustypischen Hautfalten deutlich ausgebildet. Die obere entspricht nach BOAS (1934) der Plica principalis, die untere dem Posteron 6 des Auricularknorpels. Die Fossa angularis mit dem Porus acusticus externus liegt noch frei. Am 22. Ontogenesetag hat die Ohrmuschel den vorderen Rand der Fossa angularis erreicht. Soweit die beiden Hautfalten der Unterlage aufliegen, sind sie mit ihr verwachsen. Am 25. Ontogenesetag ist die Fossa durch diese Hautfalten ganz verschlossen. Der Rand der Ohrmuschel ist dagegen am transitorischen Verschluss nicht beteiligt. Als Stichtag der Ablösung wurde der Moment gewählt, in welchem die beiden Hautfalten soweit von der Unterlage gelöst sind, dass sie bei der Kontrolle am lebenden Tier den Blick zum Porus acusticus freigeben. Lösungsvorgänge, besonders das Abschilfern einzelner Hautfetzchen zwischen den Hautfalten, können schon einige Tage vor der eigentlichen Ablösung beobachtet werden. Der Öffnungstag wurde bei 47 Tieren aus 21 Würfen bestimmt. Wie Abbildung 13 zeigt, entspricht der 8. PT dem häufigsten Wert. Der genaue Durchschnitt liegt bei 8, 7, der Mittelste Wert genau zwischen dem 8. und 9. Tag. Wenn ich trotzdem den 8. Tag als repräsentativ betrachte so deshalb, weil die Extremfälle noch oben durch 2 Hungerwürfe verursacht sind, die eine eindeutige Fehlentwicklung zeigten.

Sorex araneus :

Der Geburtszustand wurde bereits ausführlich beschrieben; der Aufbau des Verschlusses entspricht genau demjenigen von *Crocidura*. Der Öffnungsvorgang wurde bei 10 Tieren aus 5 Würfen beobachtet. Der Durchschnitt liegt bei 17,1; am häufigsten erfolgt die Ablösung am 17. PT (Abb. 13). Das Ohr ist zu dieser Zeit bereits so stark behaart, dass die Muschel im Fell kaum mehr sichtbar ist.

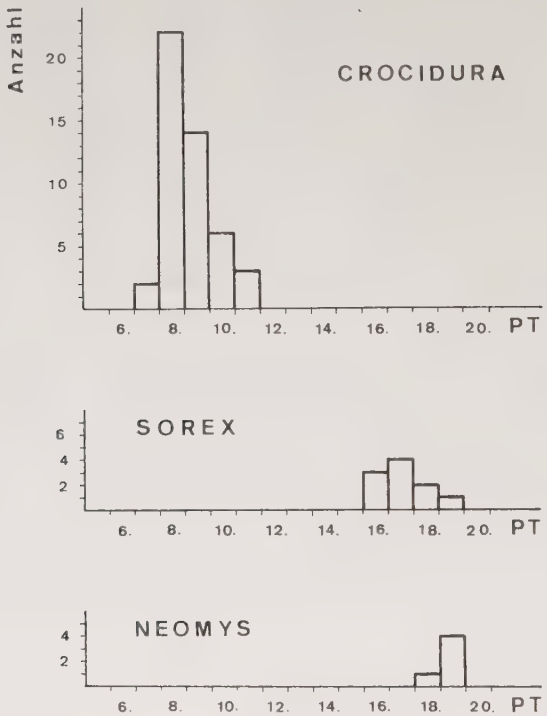


Abb. 13.

Zeitpunkt der vollständigen Lösung des Ohrverschlusses bei *Crocidura russula* (n = 47), *Sorex araneus* (n = 10) und *Neomys fodiens* (n = 5).

Neomys fodiens :

Der Lösungsvorgang wurde bei 5 Tieren aus 2 Würfen überprüft. Mit einer Ausnahme erreichten alle Tiere die Lösung erst am 19. Postembryonaltag (Abb. 13).

Histologie:

Der Aufbau und die frühe Ausbildung des Ohrverschlusses stimmt bei allen Arten überein. Erst gegen das Ende der Ohrentwicklung zeigen sich auffallende Unterschiede. Da *Sorex* und *Neomys* zu diesem Zeitpunkt *Crocidura* an Grösse

bei weitem übertreffen, hat dies auch für den Gehörgang bestimmte Konsequenzen. So ist am 35. OT, zu einem Zeitpunkt, da die histologischen Lösungsvorgänge bereits begonnen haben, der Durchmesser des noch verschlossenen Meatus-Abschnittes bei *Sorex* gegenüber *Crocidura* doppelt so gross (Abb. 14). Obschon

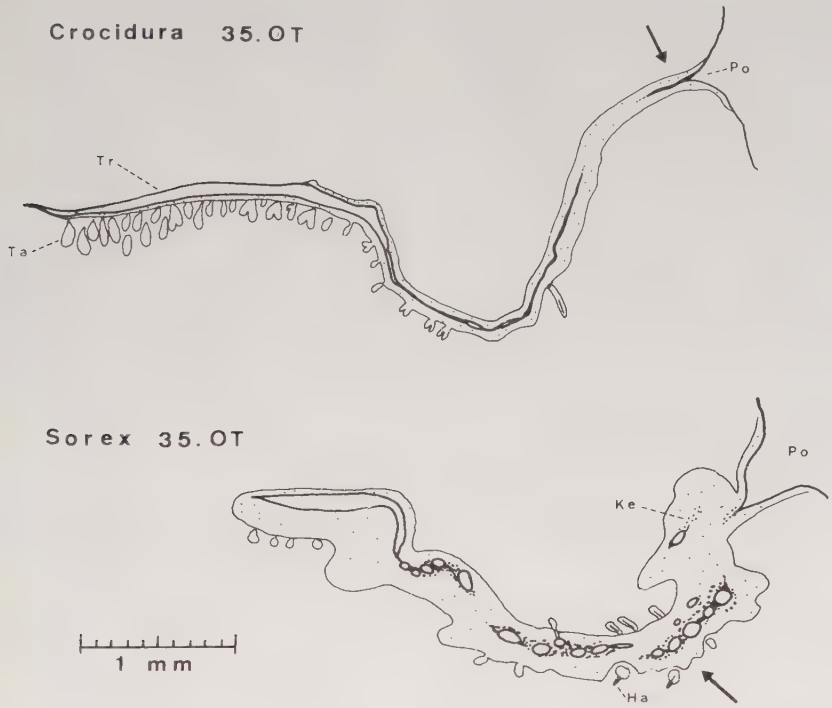


Abb. 14.

Meatus acusticus externus. Bei *Sorex* ist der innerste Abschnitt mit der Membrana tympani nicht getroffen.
Ha Haar, Ke Keratohyalinschollen, Po Porus acusticus externus, Ta Talgdrüse, Tr Trommelfell.

bei beiden Arten die Lösung durch Verhornung erfolgt, verlaufen die Lösungsvorgänge sehr unterschiedlich. Bei der Hausspitzmaus geht der Verhornung wie beim Zehenverschluss die Bildung feiner Keratohyalingranula voraus. Abbildung 15 zeigt die Stelle der beginnenden Verhornung, die Keratohyalingranula sind bei dieser Vergrösserung nicht erkennbar. Bei der Wald- und Wasserspitzmaus treten zu Beginn des Lösungsprozesses im Füllgewebe weitlumige Hohlräume auf, deren Wände verhornt sind. Die genaue Prüfung zeigt, dass jeder Hohlraum ein Haar enthält. Die Hohlräume lassen sich gut bis zur Haarbalgdrüse verfolgen.

Demnach muss Sekretion für die Bildung dieser Hohlräume verantwortlich gemacht werden. Von diesen Hohlräumen aus scheint dann auch die Verhornung vor sich zu gehen: in ihrer Nachbarschaft treten gehäufte Keratohyalinschollen auf. Einzelne sekretgefüllte Räume sind bereits durch verhornte Zellstränge

Abb. 15

Abb. 16

Abb. 15.

Verhornungszone im äussersten Abschnitt des Meatus bei *Crocidura* am 35. OT.

Abb. 16.

Ausschnitt der Verhornungszone im Meatus bei *Sorex* am 35. OT.
Deutlich verläuft das Haar in einem durch Talgdrüsensekret erweiterten Gang, der stets in einen grösseren Hohlraum führt.
H Haar, Ke Keratohyalinschollen, Po Porus acusticus externus, Sg Stratum germinativum, T Talgdrüsen

gegenseitig verbunden. Möglicherweise erfolgt die Trennung innerhalb der verhornten Schicht unter Druckwirkung durch die vorhandenen Sekrete. Abbildung 16 zeigt einen solchen Hohlraum mit einem eintretenden Haar.

Auf einen weiteren Sachverhalt soll hier noch kurz verwiesen werden. Müller (1968 a) schreibt: „Die Öffnung des Meatus vollzieht sich (bei den Marsupialia) von innen nach peripher und zugleich von aussen nach innen, also in einem gegenläufigen Prozess, während bei den Eutherien die Lösung nur von der Peripherie aus erfolgt." Die Abbildung 14 zeigt, dass sich bei den

Soriciden die Lösung wie bei den Beuteltieren vorwiegend von innen nach aussen vollzieht. Die Öffnungsrichtung ist folglich auch für die Eutherien variabel.

Diskussion

Die für Nesthocker typische Beteiligung der Ohrmuschel am transitorischen Verschluss des Gehörganges ist auch bei Spitzmäusen verwirklicht, jedoch in gruppentypischer Weise, die stark vom Modus der Muriden abweicht. Es werden nur die beiden Muschelfalten benötigt: diese bleiben jedoch bis zur vollständigen Lösung als Schutz mit der Gesichtshaut verwachsen. Das scheint gegenüber der totalen Inanspruchnahme der Auricula bei den Muriden vorteilhafter. Besonders bei Vertretern der grossohrigen *Murinae* muss die Ohrmuschel postnatal sehr stark wachsen. Diese Forderung scheint unvereinbar mit der Beteiligung am Gehörgangverschluss, die Ohrmuschel muss z.B. bei der Hausmaus deshalb bereits 6 Tage vor der Freilegung des Meatus acusticus externus ihre Schutzfunktion einstellen und in die normale Lage zurückklappen. Anders bei den Spitzmäusen: da die Verwachsung nur durch einen Teil der Auricula gewährleistet werden muss, können sich die Wachstumsvorgänge der Ohrmuschel ohne Störung abspielen. Das Ohr ist längst behaart, wenn sich die Muschelfalten von der Gesichtshaut ablösen und das Cavum conchae und den bereits offenen Meatus acusticus freigeben.

Vergleicht man den Lösungsvorgang bei den 3 Arten im Hinblick auf sein zeitliches Auftreten, zeigt sich genau das gleiche Phänomen wie beim Zehenverschluss. Bezogen auf die Geburt erfolgt die Lösung für *Sorex* und *Neomys* erstaunlich spät, vergleicht man den Vorgang in absoluter Zeitrechnung, erfolgt die Lösung bei allen 3 Arten am 38.—39. OT. Obwohl die Entstehung des Verschlusses bei *Sorex* und *Neomys* etwas früher als bei *Crocidura* erfolgt, geschieht die Ablösung völlig synchron.

d) *Der Augenverschluss*

Der Lidverschluss bei Nesthockern wurde als anatomische Notwendigkeit der ökologischen Situation längst beachtet, ebenso die seltsame Tatsache, dass bei Nestflüchtern der gleiche Verschluss ohne jede Funktion vorübergehend intrauterin auftritt. Erst 1938 wurden die Zusammenhägne von PORTMANN aufgeklärt: Sämtliche Nestflüchterformen stammen von Vorfahren ab, die dem Nesthockertypus angehörten, was u.a. durch die ontogenetische Rekapitulation des Lidverschlusses bewiesen wird.

Unter den transitorischen Verschlüssen nimmt der Augenverschluss die wichtigste Stellung ein, weil er am leichtesten zu beobachten ist und die Nesthocker auf Grund eines einzigen Merkmales von den Nestflüchtern unterscheiden lässt. DIETERLEN (1963) misst dieser transitorischen Verwachsung grösste Bedeutung zu: „Der Termin des Augenöffnens ist das wichtigste Datum zur Jugendentwick-

lung. Er ist mit der Reifung der meisten körperlichen Merkmale streng korreliert und kennzeichnet besonders bei Nesthockern ein ganz bestimmtes Entwicklungs- und Abhängigkeitsstadium." Beim einzigen Vergleichspaar, das DIETERLEN auf verschiedene Entwicklungsmerkmale hin geprüft hat, zeigte sich diese Aussage allerdings nicht bestätigt. Bei den von DIETERLEN (1963) untersuchten *Acomys cahirinus dimidiatus* öffnen sich die Augen am 38., bei *Rattus norvegicus* am 37. OT, also ungefähr synchron. Andere Merkmale zeigten jedoch einen grossen Entwicklungsunterschied: „Vier Tage nach der Geburt von *Rattus* — *Acomys* auf *Rattus*-stadium 19,00 (Tage) — beträgt der (Entwicklungs-) Abstand gar 7½ Tage." Das Beispiel, das PETRI (1935) beschreibt, ist noch deutlicher. Während die Ossifikation neonater Hasen (*Lepus*) und Kaninchen (*Oryctolagus*) ungefähr übereinstimmt, kommt die eine Art mit offenen Augen zur Welt, bei der andern öffnen sich die Augen jedoch erst 10 Tage nach der Geburt. Die Frage nach der Korrelation zwischen dem Zeitpunkt des Augenöffnens und der Reifung anderer Merkmale ist von grösster Bedeutung, sie kann jedoch erst in der Gesamtdiskussion zum Ontogenesemodus ausführlich erörtert werden.

Über den zeitlichen Beginn des Verschlusses ist für die Soriciden, wahrscheinlich sogar für alle Insektivoren, nichts bekannt. Dafür liegen einige Daten über den Öffnungstermin vor, die in Tab. 4 zusammengefasst sind.

TABELLE 4

Zeitpunkt des Augenöffnens bei Soriciden, erste Gruppe: Crocidurinae, *zweite Gruppe:* Soricinae.

Autor	Art	Tage nach der Geburt
WAHLSTRÖM (1929)	*Crocidura leucodon*	7
FRANK (1954)	*Crocidura leucodon*	13-14
DRYDEN (1968)	*Suncus murinus*	7-10
ANSELL (1964)	*Crocidura bicolor*	10
VASARHELYI (1929)	*Crocidura suaveolens*	15
MEESTER (1960)	*Crocidura hirta*	12-17
VOGEL (1970)	*Suncus etruscus*	14-16
HAMILTON (1944)	*Cryptotis parva*	14
CROWCROFT (1957)	*Sorex araneus*	18-21
HAMILTON (1929)	*Blarina brevicauda*	19-22
CROWCROFT (1957)	*Neomys fodiens*	22-23

Die Tabelle zeigt, dass die Lösung des Lidverschlusses zeitlich stark variiert. Da die meisten Daten von wenigen oder sogar einer einzigen Zufallsbeobachtung abhängen, stellt sich die Frage, ob diese Zahlen nicht Ausdruck einer grossen

intraspezifischen Variabilität sind. Während die drei Daten von *Crocidura* leucodon diese Möglichkeit andeuten, scheint die Tabelle doch eine bestimmte Verteilung aufzuzeigen: Trotz dem fliessenden Übergang der *Crocidurinae* zu den *Soricinae* erfolgt das Öffnen der Augen bei der letztgenannten Unterfamilie deutlich später. Intraspezifische Variabilität und spezifische Durchschnittswerte sollen darum am vorliegenden Material abgeklärt werden.

Crocidura russula :

Die Verschlussphase liess sich an Hand des datierten Embryonalmaterials gut bestimmen. Am 20. OT ist noch kein Anzeichen eines Verschlusses vorhanden. Dagegen ist bei den vier Embryonen des 22. OT der Verschluss in vollem Gange. Zwei der Tiere haben schon verschlossene Augen; bei den andern ist die Augenöffnung ellipsenförmig, wobei der Rand des Unterlides bereits bis zur Pupille reicht, das Oberlid diese jedoch noch nicht erreicht hat. Da bei Muriden der Verwachsungsvorgang kaum länger als einen Tag dauert, ist anzunehmen, dass die Augen am 23. Embryonaltag verschlossen sind. Am 25. OT erscheint der Verschluss wie bei Neugeborenen.

Die Lösung des Verschlusses kündigt sich durch heftiges „Blinzeln" mit noch verschlossenen Lidern an. Sobald die Lidränder eine kleinste Öffnung freigeben, tritt Tränenflüssigkeit durch, die als glitzerndes Tröpfchen erscheint. Die weitere Öffnung erfolgt langsam, oft über 24 Stunden, wenn nicht bei der Kontrolle durch unsorgfältiges Handhaben die Lider vollends getrennt werden. Der Lösungsvorgang stimmt oft auf beiden Seiten zeitlich nicht ganz überein. Als Stichtag wurde der Moment definiert, in welchem an beiden Augen ein Tropfen Tränenflüssigkeit sichtbar wird. Meistens ist noch am selben Tag wenigstens eine schlitzförmige Öffnung zu erkennen. Makroskopische Untersuchungsmethoden an fixierten Tieren sind unzuverlässig, da die bereits behaarten Lider die Sicht verdecken und ein noch vorhandener Verschluss durch Manipulationen schnell aufgerissen wird.

Abbildung 17 zeigt die Verteilung des Stichtages von 81 Jungtieren aus 38 Würfen. Es ist auffällig, dass das Diagramm nicht der Normalverteilung entspricht. Die Werte liegen asymmetrisch zum häufigsten Wert mit einer deutlichen Verschiebung nach rechts. Der 9. PT entspricht dem häufigsten Wert, der Durchschnitt liegt genau auf dem 10. Tag. Die Werte verteilen sich auf 8 Tage, was erneut zeigt, wie variabel selbst die sogenannt konstantesten Merkmale sind. Das Bild ist jedoch kein zufälliges: es vermag etwas über das geprüfte Material auzusagen. Optimale Entwicklungsbedingungen scheinen bei den Tieren vorzuliegen, deren Augen sich am 9. Tag öffneten. Alle Tiere mit einem Öffnungstermin vom 12.—14. Tag waren untergewichtig, stammten also aus sogenannten Hungerwürfen, die nicht genug Milch bekamen. Bei einem Wurf mit 6 Jungen lag das Gewicht am 10. Tag bei nur 2,5 g pro Tier (normaler

Durchschnitt 5,5 g). Nach der Reduktion der Jungenzahl auf drei Tiere wogen die Jungen am 12. Tag bereits 4,0 g, und ihre Augen öffneten sich. Ein negativer Einfluss wird eine Entwicklung meistens verzögern und damit die Verteilungskurve rechtsseitig von den optimalen Bedingungen ausweiten. Dagegen scheint

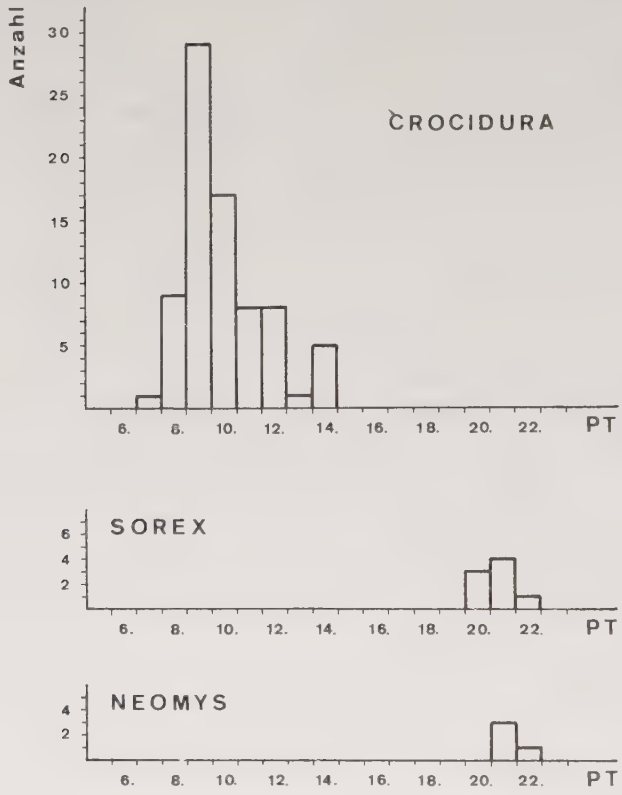


Abb. 17.

Zeitpunkt der Lösung des Lidverschlusses bei *Crocidura* (n = 78), bei *Sorex* (n = 8) und bei *Neomys* (n = 4).

eine Verkürzung der Normalentwicklung wohl nur selten möglich, und unter Umständen hat man es bei extrem früh entwickelten Tieren mit übertragenen Würfen zu tun.

Sorex araneus:

Der Öffnungszeitpunkt für die Waldspitzmäuse wurde von Dehnel (1951) erstmals beobachtet. Er erfolgt in der dritten Woche. Diese Bezeichnung ist leider zu summarisch. Nach Crowcroft (1957) lösen sich die Lider nach 18—

21 Tagen, was nach meiner Berechnung dem 19.—22. PT entspricht. Genau in diese Zeitspanne fällt die Lösung des Lidverschlusses bei 8 Tieren aus 4 Würfen aus meiner Zucht. Aus Abbildung 17 ist ersichtlich, dass der 21. Tag dem häufigsten Wert entspricht, der Durchschnitt liegt bei 20,7. Kurz vor dem Lösungsvorgang kann, wie bei *Crocidura*, bei starker Belichtung ein auffälliges Blinzeln beobachtet werden.

Neomys fodiens:

Bei 4 Wasserspitzmäusen aus 2 Würfen wurde eine Lösung des Lidverschlusses am 21. oder 22. PT festgestellt (Abb. 17). CROWCROFT (1957) schreibt: 2—3 Tage später als bei *Sorex*. Seine Werte sind mit den vorliegenden durchaus vergleichbar.

Diskussion:

Die Untersuchungen an grösserem Material zeigen, dass der Zeitpunkt der Auflösung des Lidverschlusses die beachtliche Variationsbreite von 8 Tagen innerhalb derselben Art aufweist. In diesem Lichte erscheinen Einzelbefunde zur Verwendung von Entwicklungsvergleichen doch etwas problematisch. Nun lässt sich auch die Diskrepanz der Beobachtungen von WAHLSTRÖM (1929) und FRANK (1954) zwangslos erklären. FRANK bezweifelte auf Grund seiner Befunde den frühen Öffnungstermin, den WAHLSTRÖM bei *Crocidura leucodon* am 7. Tag beobachtet hat, da bei seinen Tieren die Augen erst am 13.—14. Tag geöffnet wurden. Dass den beiden Beobachtungen ausgerechnet Extremwerte zu Grunde liegen, geht aus dem Vergleich mit *Crocidura russula* hervor (Abb. 17). FRANKS Gewichtsangabe vom 10. und 15. Postembryonaltag (3,1 g und 5 g) zeigen zudem, dass die Tiere im Vergleich zu gleich alten Hausspitzmäusen (5,5 g und 6,8 g), ziemlich untergewichtig waren. Ein solcher Vergleich ist um so mehr gerechtfertigt, als das Adultgewicht und die Tragzeit bei beiden Arten fast übereinstimmen.

Der Vergleich zwischen den untersuchten *Soricinae* und *Crocidurinae* bestätigt den eingangs vermuteten Unterschied zwischen den beiden Unterfamilien. Bezogen auf die Geburt erfolgt die Lösung des Lidverschlusses bei der Wald- und Wasserspitzmaus 10—11 Tage später als bei der Hausspitzmaus. Bezogen auf den Entwicklungsbeginn ist der Lösungsprozess nahezu gleichzeitig abgeschlossen, bei der Hausspitzmaus am 39.—40., bei der Wald- und Wasserspitzmaus am 40.—41. Ontogenesetag.

In histologischer Hinsicht geht die Lidöffnung bei allen 3 Arten sehr ähnlich vor sich, immer auch unter Bildung grösserer Keratohyalinschollen. Die Lösung verläuft prinzipiell gleich wie beim Hamster (MÜLLER, 1968*a*); eine genaue Darstellung erübrigt sich deshalb.

e) *Vergleich der transitorischen Verschlüsse*

An Hand der Embryonalstadien von *Crocidura russula* konnte gezeigt werden, dass der Verwachsungsvorgang am 22. Ontogenesetag am intensivsten ist; zu

dieser Zeit werden wahrscheinlich innerhalb 24 Stunden die transitorischen Verschlüsse aufgebaut. Einzig der Zehenverschluss erfolgt mit leichter Verspätung, und der Lippenverschluss braucht zur Ausbildung etwas länger. Für *Sorex araneus* und *Neomys fodiens* muss die Verschlussphase etwas früher liegen (ca. 19. OT), da sämtliche Verschlüsse am 21. Ontogenesetag, d.h. zum Zeitpunkt der Geburt, perfekt sind.

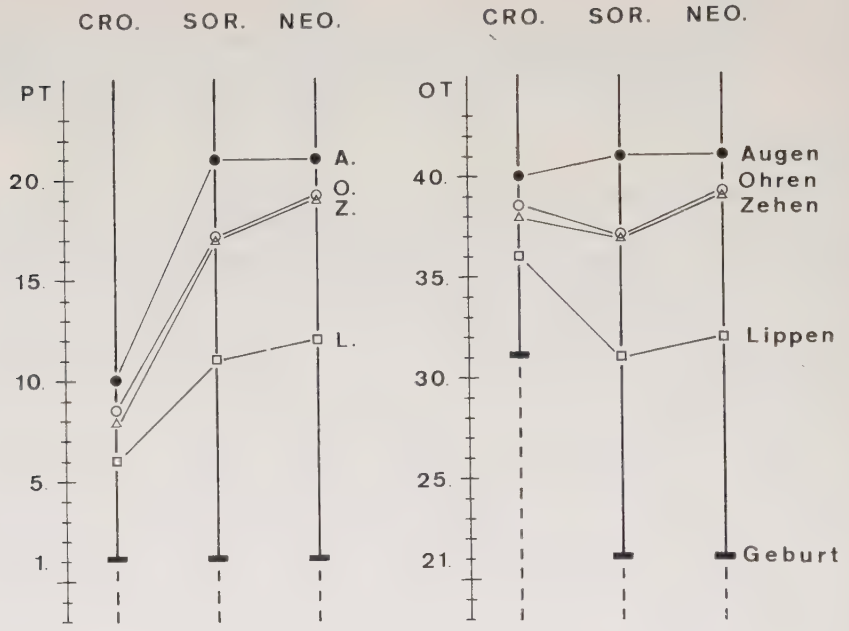


Abb. 18.

Die zeitliche Lösung der transitorischen Verschlüsse in Bezug auf den Geburtsmoment (links) und auf das ontogenetische Alter (rechts).

Der morphologische Aufbau der transitorischen Verschlüsse ist bei allen drei Arten vergleichbar. Allerdings erreichen der Lippen- und Zehenverschluss bei der Hausspitzmaus nicht mehr eine maximale Ausdehnung, was nur damit zusammenhängen kann, dass die Geburtssituation evoluierter ist als bei der Wald- und Wasserspitzmaus. Unvollkommene Ausbildung dieser Verschlüsse sind ja bei vielen Arten Zeichen eines evolutiv höheren Entwicklungsmodus.

Die Auflösung der transitorischen Verschlüsse erfolgt bei *Crocidura* bald nach der Geburt, bei *Sorex* und *Neomys* jedoch erst spät, es treten dabei Unterschiede von 6—11 Tagen auf. Das erweckt zunächst den Eindruck, dass sich die Hausspitzmäuse viel schneller als Wald- und Wasserspitzmäuse entwickeln. Wird jedoch die Tragzeit mitberücksichtigt, also die gesamte Ontogenese betrachtet,

ergibt sich ein völlig anderes Bild. Wenigstens die Augen-, Ohren- und Zehenverschlüsse werden bei allen drei Arten gleichzeitig gelöst. Falls diese Verschlüsse untereinander gleichwertig sind, würde das bedeuten, dass die Entwicklungsgeschwindigkeit bei den untersuchten Tieren diesselbe ist. Weiter würde daraus resultieren, dass der Geburtstermin bei der Wald- und Wasserspitzmaus ein ursprünglicher ist, derjenige der Hausspitzmaus jedoch sekundär um 10 Tage hinausgeschoben wurde. *Crocidura russula* wäre demnach die evoluiertere Form, die sich bereits in Richtung Nestflüchtertypus entwickelt. Abbildung 18 zeigt die beiden Bezugsmöglichkeiten. Hier wird deutlich, dass die Unterschiede in der Postnatalentwicklung auf die Tragzeitdifferenzen zurückzuführen sind.

Der Annahme gleicher Entwicklungsgeschwindigkeiten bei den drei untersuchten Arten sind jedoch stichhaltige Einwände entgegenzuhalten: Erstens treten die transitorischen Verschlüsse bei der Hausspitzmaus mit ca. 3 Tagen Verspätung auf. Zweitens scheint der zwar deutliche Unterschied der Neonaten nicht 10 Entwicklungstage zu betragen. Auch die Haarentwicklung scheint ganz andere Wege zu gehen. Es ist demnach abzuklären, ob die synchrone Lösung der transitorischen Verschlüsse nur auf Zufall beruht. In der Folge sollen darum andere Ontogenesemerkmale beigezogen werden, die ebenfalls Aussagen über den Entwicklungsmodus zulassen, das Problem jedoch von einer anderen Seite beleuchten.

3. Die Haarentwicklung

R. Martin (1962) zeigte, dass sich das Integument beim Nesthocker und Nestflüchter in vergleichbaren Stadien völlig anders verhält. So wird z.B. die Haut der Ratte vom 20. Embryonaltag intensiv auf den Geburtsmoment hin umgestaltet (Verhornung, usw.), während sie beim korrelierbaren Meerschweinchenstadium zu ruhen scheint. Die intensiven Differenzierungsprozesse setzen beim Nestflüchter erst viel später ein. Das Integument, die Haarbildung eingeschlossen, ist folglich stärksten Heterochronien unterworfen und daher kaum geeignet, ursprüngliche Zusammenhänge von Tragzeit und Entwicklungsgeschwindigkeit abzuklären. Allerdings ist der Reifegrad des Integumentes für die Gesamterscheinung verschiedener Altersstadien derart bedeutend, dass wenigstens an einem Beispiel, dem Haardurchbruch, das Ausmass der Heterochronien und die Abhängigkeit zur Geburtsreife gezeigt werden sollen.

Die genauen Verhältnisse des Haardurchbruches wurden bereits im beschreibenden Teil geschildert, zudem geben die Abbildungen 3—5 Aufschluss über den Aspekt dieser Vorgänge. Die Durchbruchszeiten, bezogen auf das ontogenetische Alter, sind in der Tabelle 5 zusammengefasst. Dabei sind die den *Crocidurinae* typischen Wimperhaare des Schwanzes, die nach Toldt (1910) sowohl Leithaar- als auch Spürhaarmerkmale vereinigen, in Klammer beigefügt.

Vorübergehend treten bei *Crocidura* auch auf dem ganzen Körper vereinzelte lange Haare auf, die vielleicht ebenfalls dem besonderen Wimperhaartypus zuzuordnen sind und den Vergleich etwas erschweren.

TABELLE 5

Zeitpunkt des Durchbruchs verschiedener Haarsorten

Haartypus oder Entstehungsort	*C. russula*	*S. araneus*	*N. fodiens*
1) Schnurrhaare	24. OT	22. OT	21. OT
2) Unterlippenhaare	27.	23.	21.
3) Ulnares Tasthaar	28.	26.	25.
4) Spürhaare am Kinn	29.	27.	24.
5) Rückenhaare	29.	27.	25.
6) Bauchhaare	32.	28.	26.
7) Fellhaare zwischen Schnurrhaaren	32.	27.	23.
8) Haare auf der letzten Phalanx	32.	28.	28.
9) Haare auf Hand- und Fussrücken	33.	27.	26.
10) Schwanzhaare	33. (28)	27.	27.
Durchschnitt	29,9	26,2	24,6

Die Tabelle zeigt, dass der Haardurchbruch bei *Neomys* meist etwas früher erfolgt als bei *Sorex*. Dies ist insofern erstaunlich, als die Ossifikationsvorgänge bei der Wasserspitzmaus langsamer ablaufen als bei der Waldspitzmaus. Der Unterschied, der im Durchschnitt 1½ Tage beträgt, ist jedoch nur geringfügig. Bei *Crocidura* dagegen erfolgt der Haardurchbruch bezüglich des ontogenetischen Alters erst 4 Tage später, bezüglich der Geburt jedoch 5–6 Tage früher (Abb. 19).

Eine Deutung dieser Verhältnisse scheint mir wohl möglich: Bei ursprünglich gleicher Entwicklungsgeschwindigkeit konnte sich die Form mit der sekundär verlängerten Tragzeit eine langsamere Entwicklung des Integumentes leisten, denn trotz dieser späteren Differenzierung ist das Integument im Geburtszeitpunkt reifer als bei der Form mit der primären kurzen Tragzeit.

Ein Haartyp scheint allerdings von der Verschiebung des Geburtszeitpunktes kaum beeinflusst: die Schnurrhaare! Ihr Durchbruch erfolgt bei unsern Arten am 21., 22. und 24. Ontogenesetag, und wie Abbildung 20 zeigt, ist auch der spätere Wachstumsverlauf nahezu übereinstimmend. Dies ist keineswegs Zufall, denn die gleiche Beziehung lässt sich auch bei andern Säugetieren nachweisen. Der Vergleich der Entwicklung von *Rattus* und *Cavia* vermag dies sehr deutlich zu illustrieren. R. MARTIN (1962), der die Ontogenese dieser Arten verglich, fand unter Berücksichtigung von 96 Merkmalen die Entwicklungsgeschwindigkeit von *Cavia* (Nestflüchter) gegenüber *Rattus* (Nesthocker) um den Faktor 2 gedehnt. Das Integument wurde jedoch von diesem Autor wegen der zu grossen Hetero-

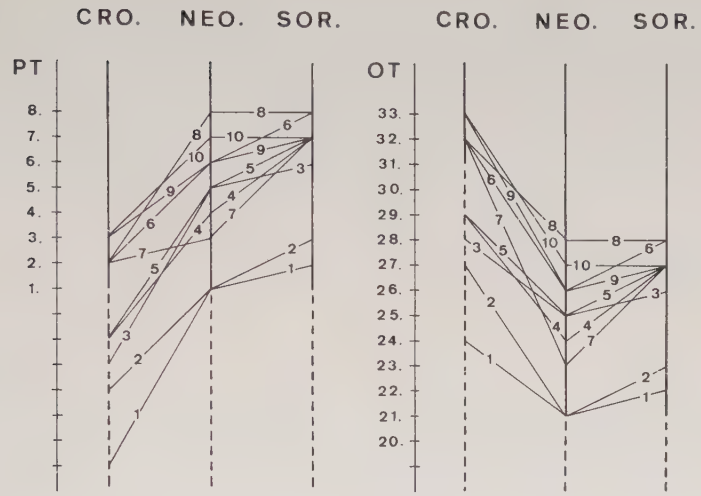


Abb. 19.

Haardurchbruch bezogen auf die Geburt (links) und auf das ontogenetische Alter (rechts). Die Nummern bezeichnen den Haartyp oder den Entstehungsort nach Tab. 5.

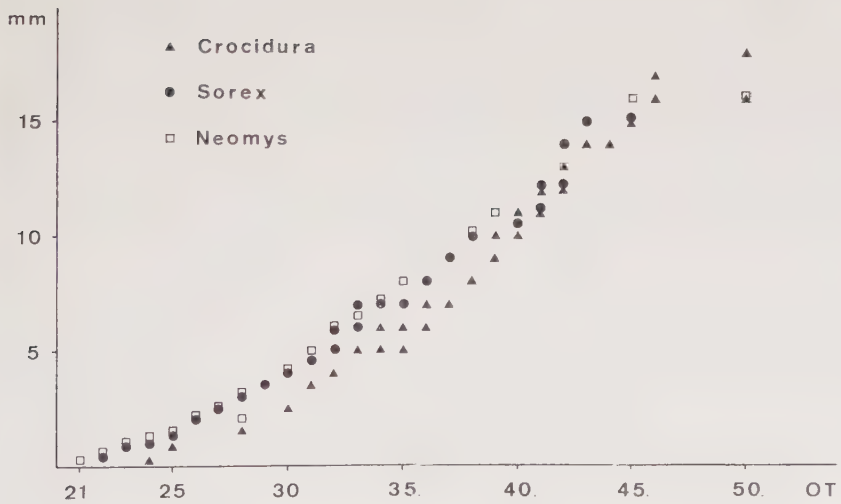


Abb. 20.

Wachstum des längsten Schnurrhaares, gemessen an fixierten Tieren.

chronien nicht beachtet. Wird der Schnurrhaardurchbruch für diese Arten nach gleicher Methode verglichen, ergibt sich ein Faktor von 1,98. Dieser stimmt also genau mit dem an andern Organen gefundenen Entwicklungsfaktor überein. Die Schnurrhaare verhalten sich folglich im Gegensatz zum übrigen Integument sehr konservativ. Die ungefähre zeitliche Übereinstimmung ihres Durchbruchs bei den Soriciden darf deshalb als Zeichen einer übereinstimmenden Entwicklungsgeschwindigkeit gedeutet werden. Die Heterochronien in der übrigen Integumententwicklung erscheinen dagegen als sekundäre Anpassung an die evoluiertere Geburtssituation der Hausspitzmaus.

4. Zahndurchbruch, erste Nahrungsaufnahme und Ende der Laktationsperiode

Der Durchbruch der Milchzähne wie auch der Zahnwechsel erfolgen arttypisch zu einer festgelegten Zeit. Dieser Zeitpunkt scheint jedoch nicht allgemein mit einem bestimmten Entwicklungsstadium korreliert zu sein. Sicher ist er zum Teil abhängig vom Gebisstyp und seiner Funktion. Allerdings ist das Säugergebiss stärksten Variationen, Spezialisationen und Reduktionen unterworfen, die meist im Zusammenhang mit der Nahrungsaufnahme stehen. Selbst in der gleichen Familie treten während der Ontogenese grosse zeitliche Unterschiede auf. Neonate Goldhamster z.B. weisen bereits durchgebrochene Incisiven auf, dagegen fehlen diese dem entsprechenden Stadium der weissen Maus. Bei ihr brechen die Incisiven erst am 8.—11. Postembryonaltag durch. Es ist daher fraglich, ob sich von diesem Gesichtspunkt aus Vergleiche ziehen lassen.

Eng mit dem Zahndurchbruch kann auch das erste Fressen korreliert sein. So hat SALZMANN (1963) bei *Meriones* (*Rodentia*) einen Zahndurchbruch am 9.—14. Tag festgestellt und in dieser Periode die ersten Knabberversuche beobachtet. Dass ein analoges Verhalten dem neugeborenen Goldhamster trotz durchgebrochener Incisiven nicht möglich ist, liegt auf der Hand. Der Zahndurchbruch muss nicht die erste selbständige Futteraufnahme ermöglichen, er bildet aber sicher in den meisten Fällen die notwendige Voraussetzung dafür.

Das Gebiss der Soriciden ist, verglichen mit demjenigen anderer *Soricoidea*, bereits stark reduziert. So weist z.B. der Maulwurf aus der Familie der *Talpidae* noch die ursprünglichen 44 Zähne auf, obwohl sich bereits bedeutende Reduktionen im Milchgebiss zeigen. Die Gattung *Sorex* ist durch 32, *Neomys* durch 30 und *Crocidura* durch 28 definitive Zähne gekennzeichnet. Das Milchgebiss wird bei allen Soriciden ganz unterdrückt, obwohl es, wie Untersuchungen von ÄRNBÄCK-CHRISTIE-LINDE (1912) zeigen, embryonal angelegt wird. Die Resorption erfolgt bereits vor dem Durchbruch. Über die Zuordnung der definitiven Zähne herrscht noch keine völlige Klarheit; was die Nomenklatur betrifft, halte ich mich an die neusten Untersuchungen von KINDAHL (1959), mit einer Einschränkung: STEHLIN (1940) fand bei einer fossilen Art, der *Saturninia gracilis*, vor dem

grossen unteren Fangzahn eine Alveole, die dem ersten Incisivus zugeteilt werden muss. Dieser Zahn fehlt bei allen rezenten Formen, so dass die beiden restlichen Incisiven mit I_2 und I_3 zu bezeichnen wären. KINDAHL selbst hat, ohne die palaeontologischen Fakten zu berücksichtigen, eine Reduktion des I_3 angenommen. Die kombinierte Formel für *Sorex* lautet folglich:

$$\frac{I^1\ I^2\ I^3\ C\ --\ P^2\ P^3\ P^4\ M^1\ M^2\ M^3}{--\ I_2\ I_3\ --\ --\ --\ --\ P_4\ M_1\ M_2\ M_3}$$

Bei der Gattung *Neomys* fehlt zudem der P^2, und bei der Gattung *Crocidura* fehlen P^2 und P^3.

Crocidura russula:

Als Stichtag für den Zahndurchbruch wurde der Zeitpunkt gewählt, zu dem sämtliche von vorn sichtbaren Zähne das Zahnfleisch durchstossen haben (ohne Berücksichtigung des hintersten Molaren). Dabei wurde die Zahnfleischrückbildung nicht beachtet, sie ist erst 1—2 Tage später abgeschlossen.

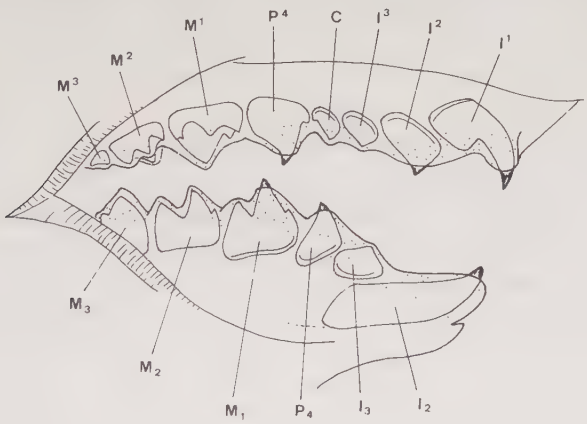


ABB. 21.

Das Gebiss der Hausspitzmaus am 15. PT.

Der Durchbruch der ersten Zähne erfolgt am 13. PT, indem die feinsten Spitzchen der oberen Incisiven das Zahnfleisch durchdringen. Die Freilegung geht nur langsam vor sich, am 15. Tag ragen die Spitzen von I^2, I^3, P^4, I_2, P_4 und M_1 aus der Gingiva (Abb. 21). Am 17. Tag ist der Durchbruch vollendet und die meisten Tiere können erstmals bei der selbständigen Nahrungsaufnahme beobachtet werden (Abb. 22). Junge, deren Mutter am 18. Tag weggenommen wurden, überlebten ohne Schwierigkeiten; sie sind folglich nach abgeschlossenem Zahndurchbruch potentiell selbständig. Die Entwöhnung erfolgt wahrscheinlich

etwa um den 20. Postembryonaltag; sie ist aber nicht leicht festzustellen, da die Jungen weiterhin im Familienverband bleiben und im alten Nest schlafen.

Verschiedene Autoren haben bei andern Vertretern der *Crocidurinae* den Durchbruch der Incisiven beobachtet. Dieser erfolgt für *Crocidura bicolor* am 12. Tag (ANSELL, 1964) und für *Crocidura hirta* am 13.—14. Postembryonaltag (MEESTER, 1960). Diese Daten stimmen mit *Crocidura russula* gut überein. Demgegenüber weicht *Suncus murinus* etwas ab, DRYDEN (1968) gibt eine Variationsbreite vom 7.—15. Tag an, wobei der Durchschnitt bei 10,9 liegt, also fast auf den 11. Postembryonaltag fällt. Dieser Zeitpunkt ist recht früh.

Bei *Crocidura leucodon* wurden am 16. Tag von WAHLSTRÖM (1929) die ersten Fressversuche beobachtet. Junge der gleichen Art zeigten bei FRANK (1954) am 16. Tag keinerlei Interesse für Futter, sie frassen erst vom 18. Tag an, was auf Grund der Kotfärbung eruiert werden konnte. DRYDEN (1968) beobachtete bei *Suncus murinus* junge Tiere am 20. Postembryonaltag erstmals beim selbständigen Fressen, während andere noch am 21. Tag beim Saugen gesehen werden konnten.

Alle diese Angaben zeigen, dass die festgestellten Zeiten für das Erscheinen der Incisiven, der vollständige Zahndurchbruch und das damit unmittelbar zusammenhängende erste Fressen von *Crocidura russula* durchaus gattungstypisch sind.

Sorex araneus:

Der Zahndurchbruch wurde bei 7 Tieren aus 4 Würfen genauer verfolgt. Es handelte sich dabei um gutgenährte Tiere, da die meisten Geschwister zu einem früheren Zeitpunkt vom Wurf weggenommen worden waren und deshalb den verbleibenden Jungen Milch in Überfluss zur Verfügung stand. Die Gewichtskurven bestätigen diese Feststellung. Es wurden allerdings nur 2 Tiere bis zum 28. Tag gehalten, die andern wurden während des Zahndurchbruchs sukzessive als Beleg fixiert.

Die genaue Beschreibung des Zahndurchbruches findet sich im I. Kapitel, es sollen hier nur die wichtigsten Punkte zusammengefasst werden: Am 22. oder 23. PT erfolgt der Durchbruch der vordesten Incisiven. Am 25. Tag sind im Oberkiefer alle Zähne bis auf C, P^2 und P^3 durch die Gingiva hindurchgedrungen; bei einem Jungen kann erstmals die Aufnahme fester Nahrung nachgewiesen werden. Am 26. PT ist der Zahndurchbruch abgeschlossen, und die Tiere fressen selbständig (Abb. 22). Zwei Junge, deren Mutter am 28. Tag starb, überlebten, was beweist, dass sie in diesem Alter unabhängig leben können. Das Ende der Laktationsperiode fällt mit der ersten Nahrungsaufnahme zusammen.

Vergleicht man diese Befunde mit den Angaben anderer Autoren, erfolgt der Zahndurchbruch bei meinen Tieren sehr spät. DEHNEL (1951) berichtet, dass alle Tiere am 23. Tag selbständig fressen konnten, allerdings fehlen Angaben über die erste Nahrungsaufnahme oder den Zahndurchbruch. Zudem weiss man

nicht, wie viele Tiere er beobachtet hat. CROWCROFT (1957) beobachtete bei drei Würfen die erste Aufnahme von Beikost am 21., 24. und 25. PT; ZIPPELIUS (1958) schreibt generell „nach 22 Tagen", was dem 23. PT meiner Datierung entspricht.

Diese Beobachtungen würden bedeuten, dass die Waldspitzmäuse bereits lange vor dem Zahndurchbruch selbständig fressen. Dies kann höchstens der Fall sein, wenn die Mutter zu wenig Milch hat. Die extrem frühen Daten vor dem 24. Postembryonaltag scheinen jedoch etwas zweifelhaft. DEHNEL beschreibt, dass die feindliche Haltung der Mutter gegenüber den Jungen nach 22 Tagen einsetzt. Dem widersprechen alle meine Beobachtungen, und CROWCROFT (1957) schreibt zu diesem Punkt, dass die Trennung nicht unmittelbar nach der Entwöhnung erfolgt; jagende Familienverbände könnten dafür zeugen, dass der Zusammenhalt noch einige Zeit weiter besteht. ZIPPELIUS (1958) beobachtete sogar, dass ein Weibchen noch am 29. Tag versuchte, zwei seiner Jungen ins Nest zurückzuschleppen. Die mögliche Postpartum-Begattung und die kurze Tragzeit von nur 20 Tagen schien das frühe Selbständigwerden der Jungen zwangsläufig zu erfordern, wenn nicht zwei Würfe gleichzeitig gesäugt werden sollten. Da jedoch nach Postpartumoestrus eine um 7 Tage verlängerte Tragzeit erfolgt (VOGEL, 1972), ist eine so kurze Postnatalentwicklung gar nicht nötig. Die von mir mehrfach beobachtete Entwicklungsdauer, die man ohne das Wissen um eine verlängerte Tragzeit als unmöglich hätte bezeichnen müssen, ist demnach durchaus als normal zu betrachten.

Neomys fodiens:

Es wurden 4 Tiere aus 2 Würfen beobachtet. Der Beginn des Zahndurchbruchs fällt auf den 25.—26. Postembryonaltag; am 28. Tag ist das Gebiss vollständig freigelegt (Abb. 22).

Die Gewichtszunahme eines einzelnen Tieres vermag diese Zeitperiode noch etwas zu veranschaulichen. Die Gewichtswerte des Tieres Nr. 382 sind in der Tabelle 3 direkt aus der Maxima-Kolonne ablesbar. Bis zum Durchbruch des I^1 steigt das Gewicht konstant bis auf 16,4 g; während dem Durchbruch sinkt es bis zum 28. Tag auf 14,3 g und steigt dann wieder leicht an auf ca. 15,0 g. Es ist wahrscheinlich, dass während des Zahndurchbruchs die Mutter ihre Jungen nicht mehr genügend trinken lässt, andererseits aber die selbständige Nahrungsaufnahme des Jungen noch nicht richtig funktioniert, so dass es während der Umstellung auf selbständige Ernährung vorübergehend zu einem Gewichtsverlust kommt. Auch bei *Neomys* ist folglich der Zahndurchbruch, die erste Nahrungsaufnahme und die Entwöhnung aufs engste korreliert. Eine entsprechende Feststellung konnte auch für die Art *Suncus etruscus* gemacht werden (VOGEL, 1970).

Zu ähnlichen Resultaten gelangte ferner CROWCROFT (1957). Er beobachtete eine Laktationszeit von 27 Tagen und bemerkte dazu, dass dieser Wert nahe der

von PRICE (1953) approximativ bestimmten Tragzeit von 24 Tagen liege. Da das Weibchen nicht postpartum begattet worden war, hatte es nach der Ansicht dieses Autors seine Jungen wahrscheinlich länger als nötig gesäugt. Diese Folgerung ist allerdings ein Trugschluss, da sie auf einer ungenauen Tragzeitangabe basiert. Da die exakte Tragzeit von *Neomys fodiens* 20 Tage beträgt (VOGEL, 1972), ist bei Postpartumoestrus eine Tragzeitverlängerung wie bei *Sorex* nicht zu umgehen. Die Laktationsperiode von 27. Tagen kann folglich als durchaus normal gelten. GAFFREY (1961) schreibt zwar, die Jungen würden 5—6 Wochen gesäugt. Bei

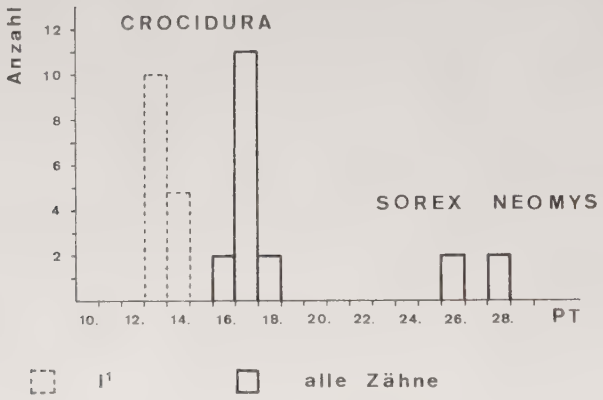


ABB. 22.

Zeitpunkt des Zahndurchbruches.

dieser Angabe kann es sich nur um die Übernahme der Vermutung handeln, die BLASIUS (1857) erstmals veröffentlichte und die seither mehrfach von Buch zu Buch unverändert weitergegeben worden ist.

Diskussion

Die Abbildung 22 zeigt, dass bezüglich der Geburt der Abschluss des Zahndurchbruches bei *Crocidura russula* im Durchschnitt 9—11 Tage früher erfolgt als bei *Sorex araneus* und *Neomys fodiens*. Gleiches gilt auch für den Beginn dieses Entwicklungsgeschehens, das durch die grossen Fangzähne, die vordersten Incisiven eingeleitet wird. Werden diese Vorgänge jedoch auf das ontogenetische Alter bezogen, dann geschehen sie erstaunlich synchron. Der Zahndurchbruch ist um den 46.—48. OT vollendet; gleichzeitig setzt auch die erste selbständige Futteraufnahme ein. Bei der Wald- und Wasserspitzmaus erfolgt unmittelbar darauf die Entwöhnung, eine Forderung, die durch die Möglichkeit der Postpartumbegattung gestellt wird. Für die Hausspitzmaus kann die Laktationsperiode noch etwas länger dauern: ein zweiter Wurf würde auch ohne Tragzeitverlängerung

erst 10 Täge später ankommen. Da die Hausspitzmäuse geselliger sind, ist zu erwarten, dass die Jungen länger im Familienverband verbleiben.

Zieht man den Zahndurchbruch und die damit zusammenhängenden Fakten wie erste Nahrungsaufnahme und potentielle Selbständigkeit als Kriterium für den Vergleich der Entwicklungsgeschwindigkeit herbei, so ergeben sich folgende Resultate: *Sorex araneus* zeigt gegenüber *Crocidura russula* nach einer Gesamtentwicklung von 46 Tagen ca. einen Tag Vorsprung, *Neomys fodiens* hinkt dagegen um einen Tag nach. Generell darf man jedoch folgern, dass die Entwicklungsnorm der beobachteten Merkmale dieselbe ist und kleine Abweichungen nach oben und nach unten vernachlässigt werden können.

Die enge zeitliche Verknüpfung von Zahndurchbruch, erster Nahrungsaufnahme und Ende der Laktationsperiode zeigt erstaunlich klar die Funktion, welche die Laktation bei den Soriciden erfüllen muss. Ihr Ende ist hier eindeutig vom Zahndurchbruch abhängig und man wäre fast versucht, diese Korrelation als eine ursprüngliche zu deuten. Bedenkt man jedoch, wie abgeleitet die Dentition der Soriciden ist, so kann man die hier gefundenen Zusammenhänge kaum als archaisch taxieren. Allerdings kann ich mich auch nicht der These von MÜLLER (1968*c*) anschliessen, die die ursprüngliche Funktion der Laktation allein im Zusammenhang mit der Kiefergelenkgenese sieht, indem jene eine afunktionelle Entwicklungsphase ermöglichen soll. Demzufolge müsste das Laktationsende mit der Malleusablösung zusammenfallen, eine Korrelation die weder bei Beutlern noch Eutherien zu beobachten ist. Diese Situation liegt einzig bei *Ornithorhynchus* vor, doch dürfen aus diesem wohl sonderbarsten Fall der Säugerontogenese kaum derart allgemeine Schlüsse gezogen werden. Zudem hat ja auch die Diskussion zum Lippenverschluss und zum Laktationsmodus gezeigt, dass alle Beobachtungen gegen eine postnatal afunktionelle Entwicklungsphase sprechen.

5. Die Wachstumsgeschwindigkeit

Zum Vergleich der Wachstumsgeschwindigkeit wurden die üblichen Standartmasse beigezogen, d.h. Gewicht, Körperlänge, Schwanz- und Hinterfusslänge. Die Ohrmuschel wurde nicht gemessen, da der eine Messpunkt, der Porus acusticus externus, lange Zeit verdeckt ist und die Ohrmuschel in der frühen Jugendzeit durch Hautveränderungen kleiner erscheint, als sie in Wirklichkeit ist. Die Wachstumskurven wurden nach den graphischen Darstellungen der Durchschnittswerte (Abb. 6/7) gezeichnet, wobei die bereits erwähnten Einwände berücksichtigt worden sind. Da die Adultgewichte von *Sorex araneus* und *Crocidura russula* ungefähr übereinstimmen, dürfen die Werte direkt verglichen werden.

Die Abbildung 23 zeigt die Wachstumskurven der drei untersuchten Arten. Der Vergleich demonstriert eindeutig, dass die zwischenartlichen Differenzen im Wachstumsverlauf für alle Messstrecken sowie für das Gewicht ähnlicher

Natur sind. Sie sind demnach vorwiegend Ausdruck eines arttypischen Ontogenesemodus, dem das Wachstum aller überprüften Organe in gleicher Weise unterworfen ist.

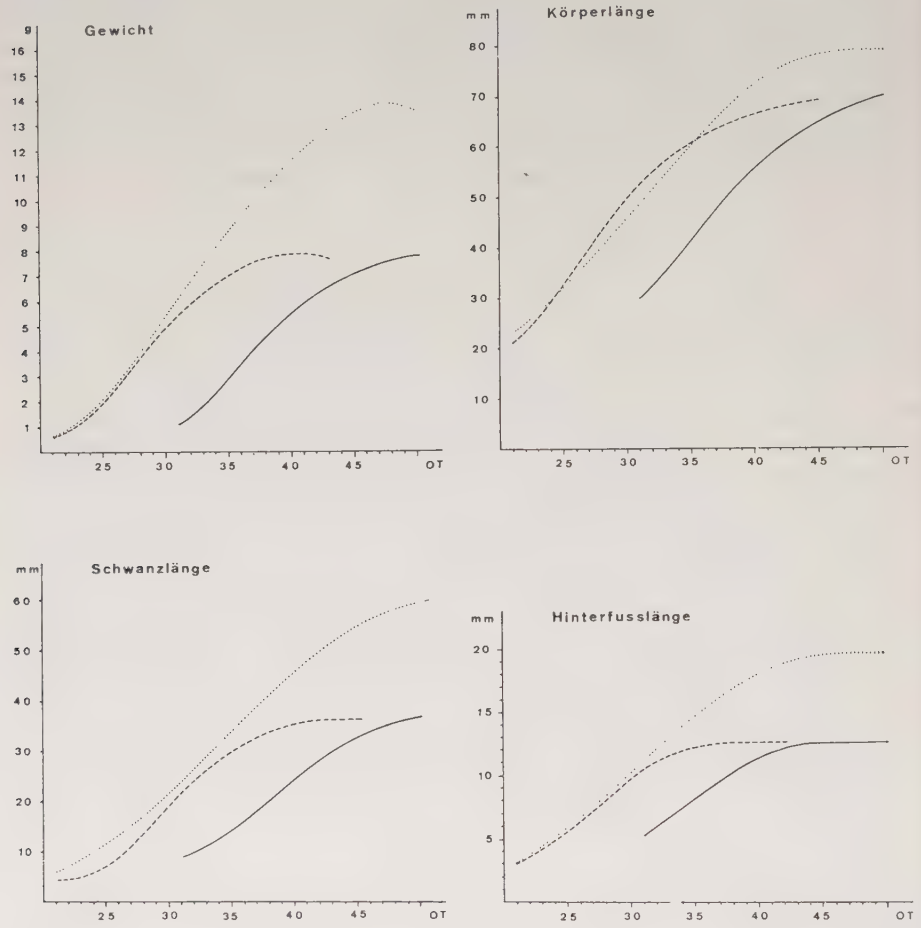


Abb. 23.

Wachstumskurven einzelner Körperteile.
..... *Neomys*, - - - - *Sorex*, ——— *Crocidura*

Der Vergleich von Wald- und Wasserspitzmaus zeigt, dass das Wachstum in den ersten 10 Tagen nach der Geburt gleichartig verläuft. Während jedoch für *Neomys* die Kurven erst vom 25. PT an langsam verflachen und die Jugendgrösse mit der Selbständigkeit um den 27. Tag erreicht wird, nimmt für *Sorex* die Wachstumsintensität schon am 15. PT ab, und bereits nach 20 Tagen ist die Jugendgrösse fast erreicht, obwohl die Organdifferenzierung zu dieser Zeit

noch nicht abgeschlossen ist. Der unterschiedliche Wachstumsmodus der beiden Arten scheint demnach durch die verschiedenen Körpergrössen bedingt.

Der Vergleich von *Sorex* und *Crocidura* zeigt ganz andere, überraschende Verhältnisse. Obwohl die genau gleichen Endwerte erreicht werden, geschieht das auf andere Weise und zu einem andern Zeitpunkt. Für jeden Körperteil gilt übereinstimmend, dass die Wachstumskurve der Postnatalzeit für die Haus-

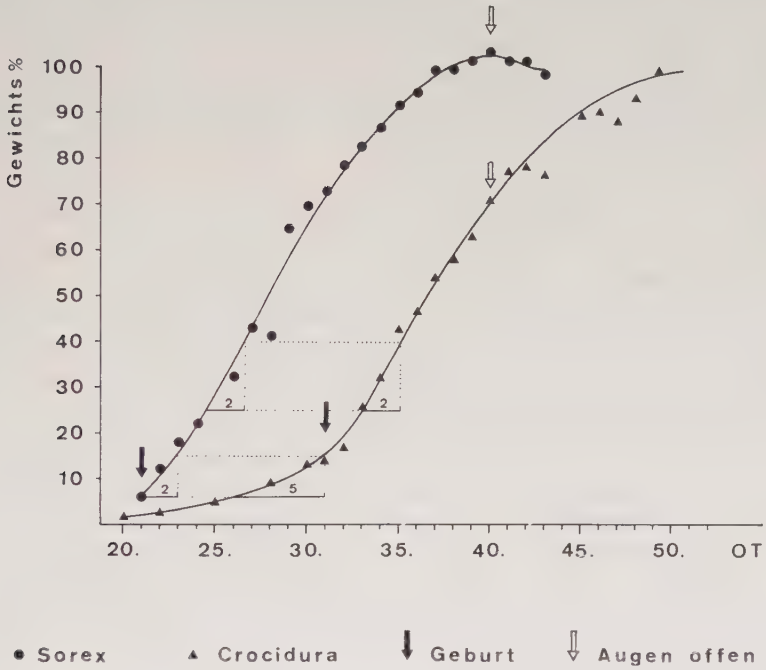


ABB. 24.

Gewichtszunahme bei *Sorex araneus* und *Crocidura russula*.

spitzmaus zeitlich um ca. 8 Tage verschoben verläuft. Diese Verschiebung kann an Hand der Gewichtsentwicklung genau analysiert werden (Abb. 24).

Das Geburtsgewicht der Hausspitzmaus wird von der Waldspitzmaus bereits 8½ Tage früher, das Endgewicht ca. 10 Tage früher erreicht. Die Kurven verlaufen nach der Geburt so ähnlich, dass man sie durch Verschiebung fast zur Deckung bringen kann. Eine Erklärung dafür kann nur gefunden werden, wenn die Embryonalperiode in den Vergleich einbezogen wird. Leider ist dies nur für *Crocidura* möglich, doch zeigen sich hier bereits interessante Aspekte. Die Wachstumskurve vom 20.—30. Ontogenesetag verläuft bei den beiden Arten ganz verschieden. Die Hausspitzmaus, die diese Zeit intrauterin verbringt, weist

nur ein sehr geringes absolutes Wachstum auf. Der Zuwachs scheint für diese Zeit gebremst; erst mit der Geburt schlägt die Wachstumsgeschwindigkeit um und ist mit der extrauterinen Entwicklungsgeschwindigkeit der Waldspitzmaus vergleichbar. Dieser wechselnde Wachstumsmodus kann an zwei Beispielen verdeutlicht werden (Abb. 24). Der Wachstumsschritt von 0,5 g (Geburtsgewicht von *Sorex*) zu 1,1 g (Geburtsgewicht von *Crocidura)* wird von der Waldspitzmaus in höchstens 2 Tagen bewältigt, die Hausspitzmaus braucht dafür 5 Tage. Die Wachstumsgeschwindigkeit ist zu diesem Zeitpunkt für *Crocidura* um den Faktor 2,5 gedehnt. Diese Dehnung ist nur vorübergehend, sie hört mit der Geburt auf. Vergleicht man den Gewichtszuwachs vom 33.—35. OT der Hausspitzmaus mit der entsprechenden Gewichtszunahme der Waldspitzmaus, erfolgt diese ebenfalls in 2 Tagen, allerdings 8½ Tage früher. Die Wachstumsgeschwindigkeit ist in diesem Bereich der Kurven dieselbe.

Für den unterschiedlichen Wachstumsverlauf ist demnach die Tragzeitdifferenz verantwortlich. Die Verlängerung der intrauterinen Phase wirkt sich möglicherweise auf das embryonale Wachstum verlangsamend aus, vor allem in der verlängerten Periode wird das Wachstum vorübergehend stark retardiert. Der Wachstumsmodus wird folglich durch die verlängerte Tragzeit entscheidend betroffen, im Gegensatz zur Differenzierung bestimmter Organe. Das führt zu einer etwas sonderbaren Situation. Junge Wald- und Wasserspitzmäuse haben kurz vor der Lösung des Lidverschlusses fast ihre definitive Jugendgrösse erreicht, sie erwecken deshalb den Eindruck eines riesenhaften Säuglings. Die Hausspitzmaus hat im entsprechenden ontogenetischen Alter, ebenfalls kurz vor dem Öffnen der Augen, erst 2/3 der Jugendgrösse erreicht und scheint deshalb viel kleiner als ihre nahen Verwandten. Der Begriff „riesenhafter Säugling" wurde bereits von Moor (1933) für nestjunge Maulwürfe verwendet. Das ähnliche Erscheinungsbild junger *Soricinae* und junger *Talpidae* soll jedoch erst im letzten Kapitel ausführlich diskutiert werden.

6. Die Ossifikation

a) *Vorbemerkungen*

Die Ossifikation ist ein Reifungsprozess, der sich über eine lange Phase der Embryonal- und Jugendentwicklung erstreckt. Das Auftreten der Knochenkerne ist in arttypischer Weise einem bestimmten Altersstadium zugeordnet. Ist diese Zuordnung bekannt, so kann mit Hilfe der Ossifikation das Alter undatierter Entwicklungsstadien geschätzt werden, eine Methode, die vor allem in der Humanmedizin Anwendung findet. Anhand der Ossifikationsvorgänge lässt sich deshalb die Entwicklungsgeschwindigkeit besonders gut überprüfen.

Um die zeitliche Korrelation der Ossifikationsvorgänge bei den zu vergleichenden Arten festlegen zu können, ist es nicht nötig, die Ausbildung des gesamten

Skelettes zu untersuchen. Der Vergleich kann sich auf einen Körperteil beschränken, wenn dieser einigermassen repräsentativ für die Skelettentwicklung im allgemeinen ist. Das Extremitätenskelett scheint diesen Forderungen zu genügen, sofern es nicht extremer Spezialisation oder Reduktion unterworfen ist. Bei normaler fünfstrahliger Hand- und Fussausbildung ist in der frühen Phase eine deutliche Korrelation zur Kopfossifikation festzustellen (MÜLLER, 1968*b*). Schon sehr frühzeitig, kurz nach Einsetzen der desmalen Schädelverknöcherung, bilden sich die ersten Knochenzentren im Stylo- und Zeugopodium. Später folgt die Verknöcherung des Autopodiums, dessen Zentren über eine lange Zeit der Jungendentwicklung auftreten. Aus diesem Grund wurde die Hand als Vergleichsobjekt gewählt. Sie bietet zusätzlich auch technische Vorteile, da viele der Knochen in eine Ebene gebracht werden können, was eine Rekonstruktion nach histologischen Schnitten stark erleichtert.

Auf alle die genannten Vorteile ist wahrscheintlich die Tatsache zurückzuführen, dass der zeitliche Ablauf der Ossifikation hauptsächlich am Extremitätenskelett verschiedenster Säuger studiert worden ist. Bisherige Ergebnisse wurden von CURGY (1965) in Tabellen zusammengefasst und diskutiert. In seiner Liste figuriert jedoch kein einziger Vertreter der Insektivoren. Es soll deshalb eine der untersuchten Spitzmausarten etwas ausführlicher behandelt werden, als es für den Artenvergleich notwendig ist.

b) *Material und Technik*

Zur Untersuchung des Handskelettes von *Crocidura russula* wurde eine lückenlose Serie histologischer Schnitte vom 1.—30. Postembryonaltag (31.—60 OT) verwendet; zusätzlich standen Stadien des 20., 22., 25., 28. und 30. ET zur Verfügung. Es wurde darauf geachtet, möglichst Tiere durchschnittlicher Grösse zu verwenden. In Ergänzung dazu wurden die Stadien vom 1.—10. PT als Totalpräparate mit Alizarinrot gefärbt und aufgehellt. Von *Sorex araneus* stand ebenfalls eine Serie histologischer Präparate vom 1.—25. PT (21.—45. OT) zur Verfügung. *Neomys fodiens* wurde nur stichprobenartig überprüft, d.h. die Stadien vom 1., 6., 10., 13., 15., 25. und 30. PT wurden geschnitten, ferner der 1., 4., 10. und 15. PT nach der Aufhellungsmethode untersucht. Von allen 3 Arten standen auch adulte alizarinrot gefärbte Präparate zur Verfügung.

Um das erste Auftreten von Ossifikationszentren zu beobachten, werden grundsätzlich drei wichtige Methoden angewendet: die Röntgentechnik, Aufhellungspräparate und histologische Schnittserien.

Die Röntgentechnik hat den grossen Vorteil, dass sie am lebenden Tier angewendet werden kann und deshalb erlaubt, das gleiche Individuum mehrmals während seiner Entwicklung zu beobachten. Die Anwendungsmöglichkeit beschränkt sich jedoch vor allem auf die postnatale Entwicklung. Während diese Methode für Grossäuger wahrscheinlich die einzig gangbare ist, versagt

sie bei kleinen, lebenden Objekten, da das Auflösungsvermögen bei der notwendigen kurzen Belichtungszeit zu gering ist.

Für kleinere Objekte, besonders Föten und kleine Wirbeltiere bis Hamstergrösse, eignet sich die Alizarinrotfärbung, eine Kalkdarstellung am durchsichtig gemachten Totalpräparat. Viele Methoden sind beschrieben worden, die von verschieden fixiertem Material ausgehend zum selben Ziel führen, z.B. für formalinfixiertes Material bei Romeis (1968). Noch einfacher geht die Färbung nach einer Fixierung mit Alkohol 90%. Zuerst wird das Präparat in Kalilauge 1% (½—1 Tag) gelegt. Danach erfolgt die Färbung in einer Lösung von 0,1‰ Alizarinrot S in 1%-iger Kalilauge, bis die Knochenkerne sichtbar rot sind (ca. 1—2 Tage). Die gefärbten Präparate werden in einer Lösung von Kalilauge (1 Teil, 1%-ig), Glyzerin (20 Teile) und Aqua dest. (79 Teile) aufgehellt (1—7 Tage) und dann in aufsteigender Konzentration in reines Glyzerin übergeführt. Grössere Transparenz wird erreicht, wenn die Präparate statt in Glyzerin via Alkohol abs. über Benzol in Benzylbenzoat geführt werden. Dabei schrumpfen jedoch die Präparate stark, so dass diese Methode mit entscheidenden Mängeln verbunden ist. Die Abbildung 33 wurde deshalb, um den Schrumpfungseffekt auszugleichen, nachträglich wieder auf die ursprünglichen Grössenverhältnisse gebracht.

Es ist zu beachten, dass durch Alizarinrot auch der verkalkte Knorpel angefärbt wird. Da dem histologisch echten Verknöcherungsprozess ein Stadium verkalkten Knorpels vorangeht, ist es eine Frage der Definition, ob man den Anfang der Ossifikation in diesen oder jenen Augenblick der Entwicklung verlegt. Definieren wir wie Petri (1935) den Beginn mit der Färbbarkeit durch Alizarinrot, dürfen wir die Resultate direkt mit jenen vergleichen, die durch die Röntgentechnik gewonnen werden, da auch diese bereits den verkalkten Knorpel anzeigt.

Für genauere Untersuchungen zum Ossifikationsverlauf sind histologische Schnittserien unerlässlich, da mit ihrer Hilfe auch das nichtverknöcherte Gewebe und der Zustand der Gelenke beurteilt werden kann. Insbesondere lässt sich der Schluss der Epiphysenfugen nur im histologischen Präparat genau verifizieren. Andererseits ist es schwer, im entkalkten Präparat den verkalkten Knorpel zu bestimmen. Der spezielle Kalknachweis für entkalktes Gewebe nach Erös (1928) brachte keine befriedigenden Ergebnisse. Der verkalkte Knorpel ist im fortgeschrittenen Stadium zwar an den degenerierten Zellkernen zu erkennen, bei seinem ersten Auftreten ist er, wie ein Vergleich mit Alizarinrotpräparaten zeigte, jedoch nicht zu verifizieren. Es wurde deshalb vermieden, Befunde von histologischen Präparaten mit solchen zu vergleichen, die an aufgehellten Totalpräparaten gewonnen wurden.

Das Material wurde in Bouinscher Lösung nach der Modifikation von Dubosq-Brasil (Romeis, 1968) fixiert und mit Trichloressigsäure (5%) entkalkt. Um eine optimale Lage der Knochen zu erhalten, empfiehlt es sich, die Pfötchen nach der Entkalkung zwischen zwei Objektträger einzuklemmen und in dieser

Abb. 25

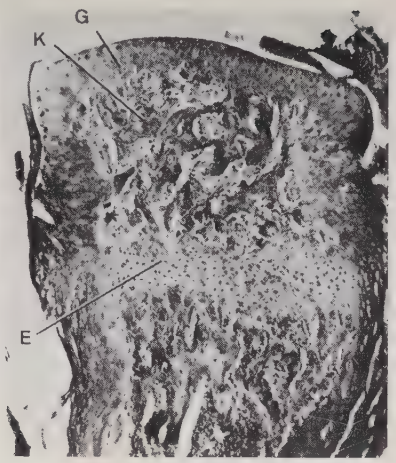


Abb. 26

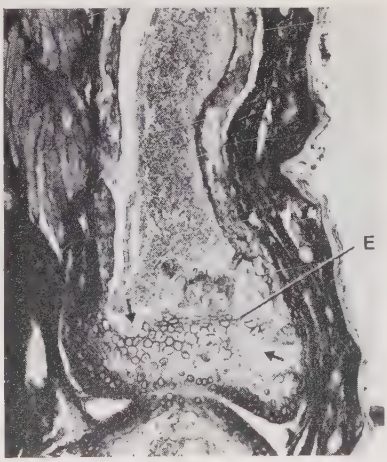
ABB. 25.

Distale Radius-Epiphyse. Die Epiphyse ist stark ossifiziert, die Fuge steht kurz vor dem Abbau. (*Sorex*, 40. OT).

ABB. 26.

Dist. Epiphyse des Metacarpale III. Die Epiphyse enthält ein grosses Knochenzentrum (*Neomys*, 45. OT).

Abb. 27



Abb, 28

ABB. 27.

Prox. Epiphyse der Grundphalanx III. Das verkalkte Zentrum ist in Auflösung begriffen. Ein selbständiges Punctum ossificationis ist nur kurzfristig zu beobachten. (*Crocidura*, 44. OT).

ABB. 28.

Prox. Epiphyse des Metacarpale I. Der verkalkte Epiphysenkern wird gleichzeitig durch enchondrale Ossifikation von der Epiphyse und der Diaphyse her abgebaut. (*Crocidura*, 41. OT).

Abb. 29

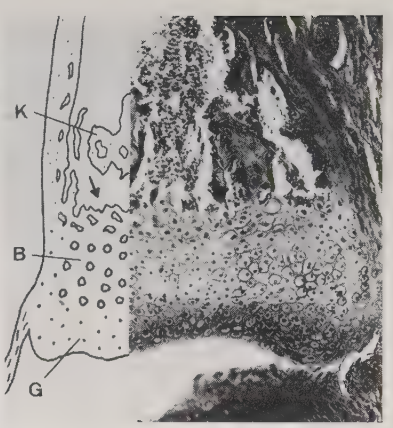


Abb. 30

Abb. 29.

Metacarpale I, dist. Epiphyse.
Der verkalkte Epiphysenkern verknöchert von der Diaphyse her.
Die Epiphysenfuge ist bereits abgebaut. (*Crocidura*, 45. OT).

Abb. 30.

Mittalphalanx III, prox. Epiphyse.
Der verkalkte Epiphysenkern verknöchert von der Diaphyse her.
Die Epiphysenfuge ist bereits abgebaut. (*Crocidura*, 45. OT).

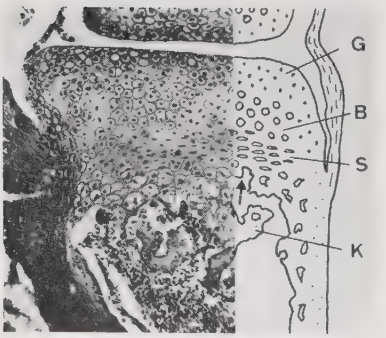


Abb. 31

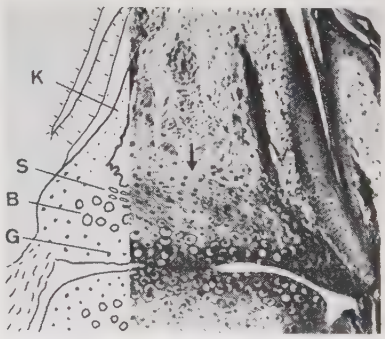


Abb. 32

Abb. 31.

Grundphalanx III, distale Epiphyse. Atypische Epiphyse, die nur während der Dauer zweier Tage ein verkalktes Zentrum aufweist, dann aber sofort von der Diaphyse her abgebaut wird. (*Crocidura*, 39. OT).

Abb. 32.

Endphalanx I. Während der Dauer eines Tages erscheint in der Alizarinrotfärbung ein verkalktes Epiphysenzentrum. (*Crocidura*, 39. OT).
Abkürzungen: B verkalkter Blasenknorpel, E Epiphysenfuge,
G Gelenkknorpel, K Knochenbälkchen, S Säuleinknorpel.
Die Pfeile zeigen die Richtung des Knorpelabbaues an.

Lage fixiert bis ins Butanol hinaufzuführen. Die einzelnen Elemente kommen dadurch in eine Ebene zu liegen. Als Einbettungsmittel erwies sich Paraplast als sehr günstig. Je nach Präparat wurden Schnittdicken von 8 oder 10 Mikron gewählt. Als histologische Übersichtsfärbung wurde vorwiegend Azan nach HEIDENHEIN (ROMEIS, 1968) angewendet, in vereinzelten Fällen auch die Bindegewebsfärbung nach LADEWIG (1944).

c) *Histologische Befunde zur Ossifikation des Handskelettes*

Bevor auf die für unsere Untersuchung wesentliche Entwicklungsgeschwindigkeit eingegangen werden kann, soll das Ossifikationsgeschehen des Handskelettes genau beschrieben werden. Als Beispiel wird die Hausspitzmaus herangezogen; die Vorgänge laufen bei der Wald- und Wasserspitzmaus auf gleiche Weise, jedoch in einem artspezifischen Rhythmus ab. Die zeitlichen Angaben zur Metacarpus- und Phalangenentwicklung beziehen sich, sofern nichts anderes vermerkt ist, auf den III. Strahl.

Zeugopodium: Aus technischen Gründen wurden die Pfötchen kurz hinter dem Handgelenk abgeschnitten, so dass nur die distalen Epiphysen von Radius und Ulna beobachtet werden konnten. Der Ossifikationsvorgang erfolgt hier auf jene Weise, wie er für die meisten Röhrenknochen typisch ist und in jedem Lehrbuch der Histologie dargestellt wird (z.B. BARGMANN, 1962).

Als Beispiel sei die Ulna-Epiphyse beschrieben; die Radius Epiphyse zeigt in ihrer Histogenese keine Abweichnung. Am 35. OT ist im Aufhellungspräparat erstmals ein verkalktes Epiphysenzentrum am distalen Ende der Ulna sichtbar. Im histologischen Schnittpräparat ist die Verkalkungszone am aufgetriebenen Blasenknorpel und an den z.T. bereits degenerierten Zellkernen zu erkennen. Sukzessive wächst die Verkalkungszone in zentrifugaler Richtung, bis schliesslich nur noch eine schmale Randzone im Bereich des Gelenkknorpels und die Epiphysenfuge unverkalkt bleiben. Am 38. OT wird an einer kleinen Stelle vom Perichondrium her die Epiphyse eröffnet, die Chondroklasten wandern ein und rücken, den Blasenknorpel abbauend, langsam zum Zentrum der Epiphysen vor. Von hier aus erfolgt der Knorpelabbau nach allen Seiten. Da auch von der Diaphyse her die Verknöcherungszone weiter nach distal fortschreitet, wird die Epiphysenfuge sukzessive schmaler (Abb. 25). Die endgültige Auflösung der Fuge wird am 57.—58. OT erreicht.

Basipodium: Da einerseits die Homologienfrage noch heute nicht restlos geklärt ist, andererseits die Anzahl und Lage der Carpalia und Tarsalia ungefähr mit derjenigen des Menschen übereinstimmen, sollen hier die Namen der anatomischen Nomenklatur verwendet werden. Damit sind Missverständnisse der Interpretation von vornherein ausgeschlossen. Der grösste Unterschied zwischen den untersuchten Arten tritt in der Ausbildung von Scaphoid und Lunatum in Erscheinung. Diese beiden Elemente sind bei *Neomys* zeitlebens

getrennt, obwohl sie auf der ganzen Berührungsfläche durch eine starke Syndesmose verbunden sind. Bei *Sorex* und *Crocidura* dagegen erscheinen diese Elemente als einheitliche Knorpelanlage (das Frühstadium wurde nicht untersucht), in der die Ossifikation von nur einem Zentrum aus realisiert wird. Der Ossifikationsvorgang zeigt bei den Carpalia besonders deutlich die Diskrepanz zwischen Alizarinrotfärbung und histologischem Schnittbild. Als Beispiel sei das Triquetrum herausgegriffen. Bei der Hausspitzmaus ist im Aufhellungspräparat am 34. OT erstmals ein kleines Kalkzentrum zu erkennen, das sich sukzessive vergrössert. Der hyaline Knorpel nimmt zur selben Zeit etwas blasige Struktur an, doch ist bei der Azanfärbung die Grenze zwischen verkalktem und unverkalktem Gewebe nicht zu erkennen. Erst zwei Tage später wird das Triquetrum vom Perichondrium her eröffnet, ohne dass vorher eine eindeutige perichondrale Ossifikation festzustellen ist. Die Eröffnungshöhle, erkenntlich u.a. an den vielen Erythrocyten, vergrössert sich stetig, bis der Knorpel bis auf eine schmale Randzone abgebaut ist.

Metapodium: Die Ossifikation der *Metacarpal-Diaphysen* geht ohne Abweichung vom bekannten Grundschema vor sich. Am 28. OT tritt erstmals eine feine, ringförmige perichondrale Knochenmanschette auf, während der Knorpel der entsprechenden Zone blasige Struktur annimmt. Bereits einen Tag später ist diese Stelle verkalkt. Am 30. OT wird die Diaphyse durch Chondroklasten eröffnet, und die enchondrale Ossifikation beginnt. Diese schreitet nach distal langsam, in proximaler Richtung jedoch ziemlich rasch voran, wobei hinter der Zone des Knorpelabbaues stets eine Schicht mit Säulenknorpel festzustellen ist. Es darf deshalb angenommen werden, dass während dieser Zeit auch am proximalen Ende ein schwaches Längenwachstum stattfindet. Bis am 37. OT ist jedoch das proximale Ende bis auf geringe Knorpelreste verknöchert.

Die Epiphysen der Metacarpalia weisen in ihrem Entwicklungsmodus einige Besonderheiten auf. Die Metacarpalepiphysen der Strahlen II—V verknöchern zwar nach dem bekannten Schema, wie es für die Ulna-Epiphyse bereits ausführlich beschrieben worden ist, doch fällt auf, dass die zeitlichen Proportionen von verkalktem Knorpel zu ossifizierter Epiphyse zu Gunsten des ersteren verschoben sind. Der verkalkte Epiphysenkern tritt im III. Strahl am 36. OT auf. Die Eröffnung durch Chondroklasten und damit das erste Anzeichen der enchondralen Ossifikation ist am 44. OT festzustellen. Bereits 4 Tage später wird die Epiphysenfuge abgebaut und die Einheit mit der Diaphyse hergestellt. Abbildung 26 zeigt diese Epiphyse bei *Neomys*.

Die Verhältnisse im I. Strahl liegen noch extremer. Das verkalkte Zentrum der proximalen Epiphyse tritt am 37. OT auf. Am 41. OT beginnt die enchondrale Ossifikation (Abb. 28), doch bereits ein Tag später ist die Epiphysenfuge von beiden Seiten her durchbrochen, und nur noch einige kleine Knorpelreste sind von ihr übriggeblieben. Die distale Epiphyse ist noch stärker reduziert. Die

Verkalkung des Epiphysenknorpels beginnt am 38. OT. Am 44. OT ist der Säulenknorpel, der die Epiphysenfuge gegen die Diaphyse begrenzt, gänzlich abgebaut, und der Blasenknorpel der Epiphyse grenzt direkt an den primären Markraum (Abb. 29). Im Aufhellungspräparat erscheint folglich das Metacarpale I bereits als Einheit. Der verbleibende Epiphysenknorpel wird nun sukzessive von der Diaphyse her abgebaut. Dieser Vorgang ist am 47. OT abgeschlossen. Während der gesamten Entwicklung bildet hier die distale Epiphyse kein eigenes Ossifikationszentrum aus.

Acropodium:

Die *Grundphalangen*: Die diaphysäre Ossifikation geschieht auf normale Weise wie z.B. im Metacarpus. Bevor jedoch der Säulenknorpel auf der **distalen** Seite abgebaut ist, entsteht am Knochenende ein blasenknorpeliges Zentrum, das am 37. OT verkalkt und noch am 38. OT im Alizarinrotpräparat wie ein kleiner Epiphysenkern erscheint (Abb. 31, 33). Am 39. OT ist jedoch der Blasenknorpel vom Markraum her bereits aufgelöst. Damit ist auch die Fuge zwischen dem verkalkten Knorpelzentrum und der enchondralen Verknöcherung der Diaphyse verschwunden, und das distale Knochenende erscheint im Durchsichtpräparat wieder als Einheit (Abb. 33). Bis zum 41. OT werden die letzten Reste des Blasenknorpels dieser Region abgebaut.

Das proximale Ende der Grundphalanx zeigt eine normale Epiphysenbildung. Im Aufhellungspräparat ist am 37. OT das verkalkte Zentrum sichtbar. Die enchondrale Ossifikation beginnt jedoch erst am 44. OT (Abb. 27). Bereits ein Tag später ist die Epiphysenfuge vollständig abgebaut. Auch hier ist demnach das Stadium einer verknöcherten Epiphyse auf eine sehr kurze Übergangszeit beschränkt.

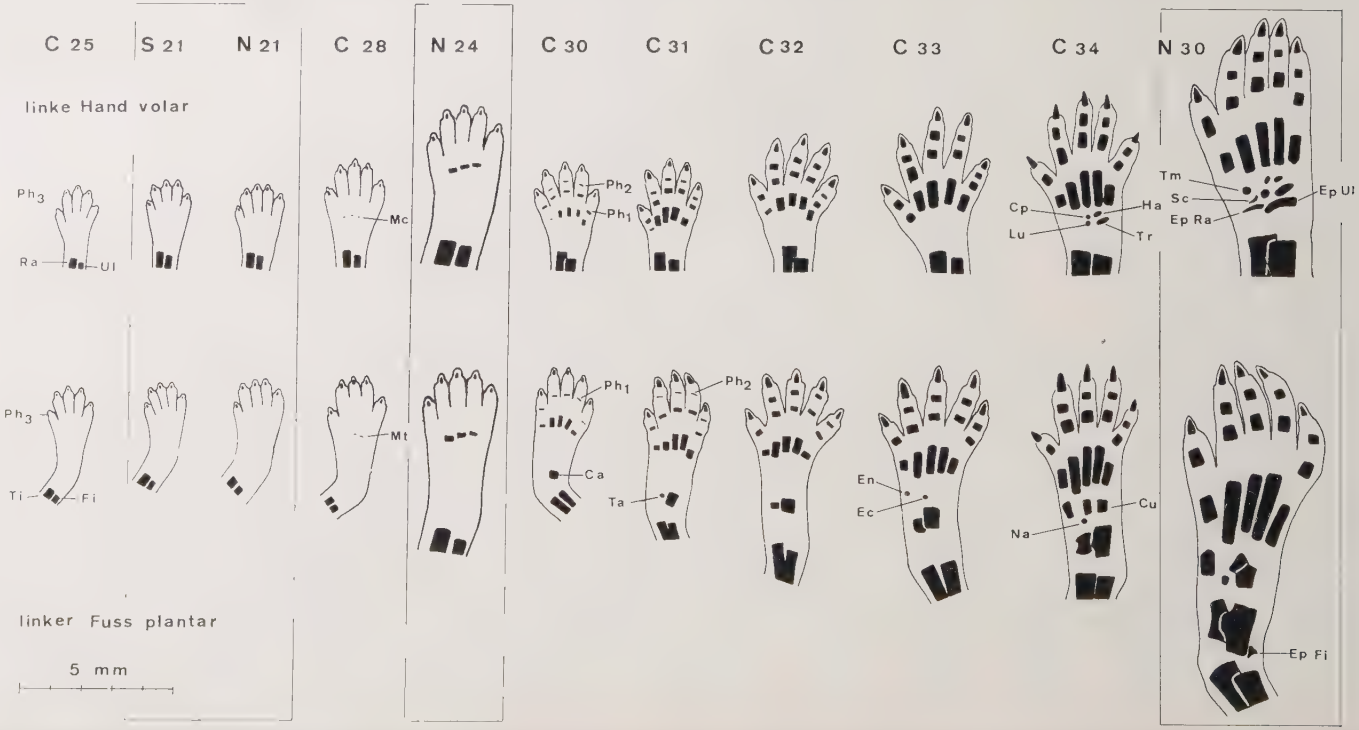
Die *Mittelphalangen:* Die diaphysäre Verknöcherung stellt keine Probleme, sie geht ohne Bildung eines speziellen Kalkzentrums am distalen Ende vor sich. Die proximale Epiphysenbildung weicht jedoch vom gewohnten Modus ab. Am 38. OT erscheint zwar das verkalkte Zentrum (Abb. 30). Eine enchondrale Verknöcherung der Epiphyse tritt jedoch nie auf. Am 44. OT wird von der Diaphyse her die Epiphysenfuge abgebaut, und bereits am folgenden Tag verschwindet auch der Blasenknorpel (Abb. 33).

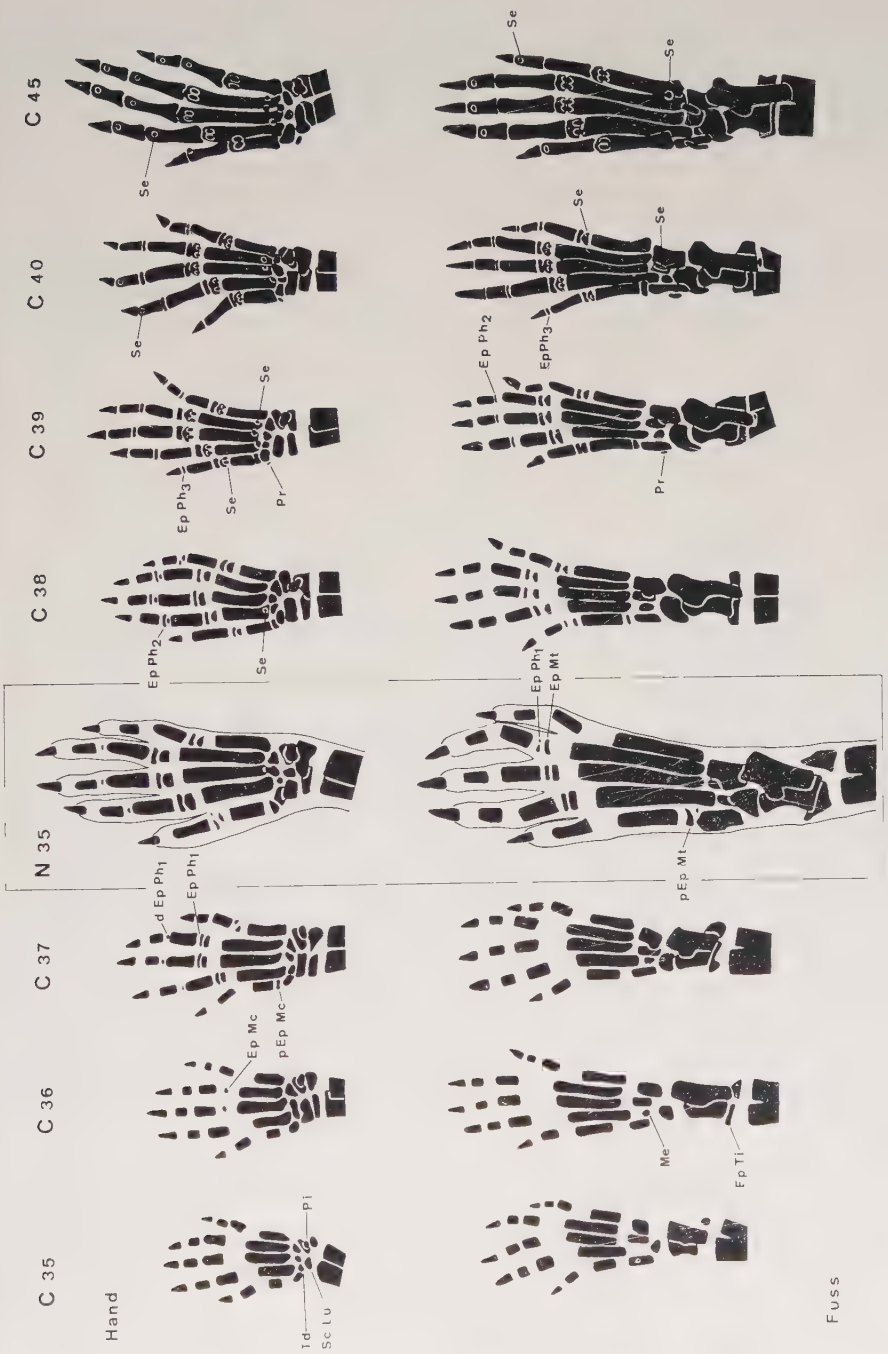
Die *Endphalangen*: Die erste Verknöcherung beginnt bereits am 25. OT am distalen Ende. Von hier aus schreitet die peri- und enchondrale Ossifikation langsam nach proximal. Noch bevor die Basis erreicht ist, entsteht hier ein Zentrum aus Blasenknorpel, das für kurze Zeit, am 39. OT verkalkt und im Aufhellungspräparat als normale Epiphyse erscheint (Abb. 32 und Abb. 33). Spätestens am folgenden Tag hat jedoch die fortschreitende Verkalkung der Diaphyse diese „Epiphyse" erreicht, so dass die Endphalanx im Aufhellungs-

ABB. 33.

Auftreten der Ossifikationszentren in Hand und Fuss bei *Crocidura russula* (C). Dazwischen einige entsprechende Stadien von *Sorex araneus* (S) und *Neomys fodiens* (N). Die Zahlen bezeichnen das ontogenetische Alter. Jedes Zentrum ist nur bei seinem ersten Auftreten bezeichnet.

Abkürzungen: Ca Calcaneus, Cu Cuboid, Fi Fibula, Ec Ectocuneiforme, En Entocuneiforme, Ep Epiphyse, Ha Hamatum, Lu Lunatum, Mc Metacarpus, Me Mesocuneiforme, Mt Metatarsus, Na Naviculare, Ph Phalanx, Pi Pisiforme, Pr Praepollex/Praehallux, Ra Radius, Sc Scaphoid, Se Os sesamoideum, Ta Talus, Ti Tibia, Td Trapezoid, Tm Trapezium, Tr Triquetrum, Ul Ulna, d distal, p proximal.




C 35
C 36
C 37
N 35
C 38
C 39
C 40
C 45
Hand
Fuss
Id
Sc lu
Pi
Ep Mc
pEp Mc
d Ep Ph1
Ep Ph1
Ep Ph2
Ep Ph3
Se
Pr
Ep Mt
pEp Mt
Me
Ep Tl

präparat wieder als Einheit erscheint. Diese Bildung steht in ihrer Art zwischen einer Epiphyse, die ohne eigenes Punctum ossificationis verknöchert, wie z.B. die proximale Epiphyse der Mittelphalanx, und einer atypischen Epiphyse am distalen Ende der Grundphalanx, in welcher nur für kurze Zeit ein Kalkzentrum angedeutet wird.

d) *Zeit und Reihenfolge im Ossifikationsgeschehen der Handentwicklung*

Da die histologischen Prozesse der Handossifikation bei allen Arten sehr ähnlich verlaufen, dürfen entsprechende Ausbildungsstadien direkt miteinander verglichen werden. Ergeben sich dabei Unterschiede im Zeitplan, können daraus Rückschlüsse über Entwicklungsbeschleunigungen oder Verzögerungen gezogen werden. Für den Vergleich sind jedoch nur jene Entwicklungsschritte brauchbar, die sich als qualitative, zeitlich fixierbare Veränderungen manifestieren. Einerseits konnte mit Hilfe der Alizarinrotfärbung das erste Auftreten von Kalk- und Knochenzentren nachgewiesen werden. Anderseits liessen sich auch in den histologischen Präparaten Entwicklungsschritte zeitlich genau fixieren. Als günstige Vergleichspunkte erwiesen sich der Beginn der enchondralen Ossifikation und der Schluss der Epiphysenfugen. Um den Vergleich nicht zu überlasten, wurden vom Metacarpus nur der I. und der III. Strahl, von den Fingern nur der III. Strahl berücksichtigt; das Geschehen in den übrigen Strahlen weicht höchstens um einen Tag ab.

Crocidura russula: In der Abbildung 33 sind alle untersuchten Stadien wiedergegeben, die nach der Aufhellungsmethode präpariert worden sind. Das zeitliche Auftreten der Knochenkerne sowie die wichtigsten histologischen Vergleichspunkte sind in der Tabelle 6 zusammengestellt.

Sorex araneus: Der Ossifikationsmodus von *Sorex araneus* verläuft ähnlich wie bei *Crocidura russula*. Als Grundlage zum Vergleich dienten lückenlose Schnittserien der Tagesstadien von der Geburt bis zur vollständigen Verknöcherung aller Skelettelemente. Die wichtigsten Daten, d.h. der Beginn der enchondralen Ossifikation und der Schluss der Epiphysenfugen, sind in der Tabelle 7 zusammengestellt. Da das Material knapp war, wurden nur wenige Stadien aufgehellt. Die Geburtssituation wurde zum Vergleich mit den andern Arten der Abbildung 33 beigefügt.

Neomys fodiens: Der Ossifikationsvorgang wurde an Hand von Stichproben überprüft. Durchsichtspräparate vom 1., 4., 10. und 15. OT zeigen, dass sich die Stadien harmonisch in die Entwicklungsreihe der Hausspitzmaus einfügen lassen (Abb. 33). Die histologischen Schnittserien vom 1., 6., 10., 13., 15., 25. und 30. OT beweisen, dass der Modus der histologischen Vorgänge mit den Wald- und ausspitzmäusen übereinstimmt. Die Daten der Stichproben gehen aus Abbildung 34 hervor.

TABELLE 6

Wichtige Zeitpunkte im Ossifikationsgeschehen des Handskelettes bei Crocidura russula: *Auftreten der durch Alizarinrot nachweisbaren Kalk- und Knochenzentren, Beginn der enchondralen Ossifikation und Abbau der Epiphysenfugen.*

Element	Alizarinrotfärb.	enchondrale Oss.	Epiphysenschluss
Radius, dist. Ep.	36	40	58
Ulna, dist. Ep.	35	39	56
Scapholunatum	34	36	
Triquetrum	34	36	
Pisiforme	35	37	
Trapezium	35	37	
Trapezoid	35	38	
Capitatum	34	38	
Hamatum	34	37	
Metacarpale I	30	33	
Ep. prox.	37	41	42
Ep. dist.	38	—	
Metacarpale II	28		
Ep. dist.	37		
Metacarpale III	28	29	
Ep. dist.	36	44	48
Metacarpale IV	28		
Ep. dist.	36		
Metacarpale V	29		
Ep. dist.	37		
Grundphalanx I	29		
Ep. prox.	37		
Grundphalanx II	29		
Ep. prox.	37		
Grundphalanx III	29	31	
Ep. prox.	37	44	45
Grundphalanx IV	29		
Ep. prox.	37		
Grundphalanx V	29		
Ep. prox.	37		
Mittelphalanx II	30		
Ep. prox.	38		
Mittelphalanx III	30	32	
Ep. prox.	38	—	45
Mittelphalanx IV	30		
Ep. prox.	38		
Mittelphalanx V	30		
Ep. prox.	38		
Endphalanx I	25		
Ep.	39		
Endphalanx II	25		
Ep.	39		
Endphalanx III	25		
Ep.	39	—	40
Endphalanx IV	25		
Ep.	39		
Endphalanx V	25		
Ep.	39		

TABELLE 7

Wichtige Zeitpunkte im Ossifikationsgeschehen des Handskelettes bei Sorex araneus: *Beginn der enchondralen Ossifikation (en. Oss.) und Abbau der Epiphysenfugen (Ep.-Schluss).*

Element	en. Oss.	Ep.-Schluss
Radius, dist. Ep.	33	42
Ulna, dist. Ep.	32	43
Scapholunatum	30	
Triquetrum	30	
Pisiforme	32	
Trapezium	30	
Trapezoid	31	
Capitatum	30	
Hamatum	30	
Metacarpale I	27	
Ep. prox	35	37
Ep. dist.	—	37
Metacarpale III	25	
Ep. dist.	37	41
Grundphalanx III	27	
Ep. prox.	36	39-40
Mittelphalanx III	27	
Ep. prox.	—	39
Endphalanx III	20	

e) *Vergleich der untersuchten Arten*

Trotz übereinstimmender Histogenese der Knochenelemente können arttypische Abweichungen in der Reihenfolge ihres Auftretens beobachtet werden. Das hat zur Folge, dass zwei entsprechende Entwicklungsstadien der zu vergleichenden Arten doch in wesentlichen Punkten voneinander abweichen. Ein objektiver Vergleich ergibt sich deshalb nur aus der Korrelation der einzelnen Elemente (Abb. 34).

Aus der Zusammenstellung (Abb. 34) gehen zwei Arten von Heterochronien hervor. Die eine entspricht den bereits erwähnten arttypischen kleinen Verschiebungen der einzelnen Elemente. Sie manifestiert sich am deutlichsten durch die sich überkreuzenden Linien. Die zweite Form einer Heterochronie betrifft sämtliche Elemente und ist darum von viel grösserer Bedeutung: alle Vergleichspunkte treten bei der Waldspitzmaus um eine beträchtliche Zeitspanne früher auf als bei der Hausspitzmaus. Die anfänglichen Unterschiede von 4—5 Tagen werden mit fortschreitendem Alter vergrössert; bei den letzten Elementen betragen sie sogar 7—15 Tage. Die Entwicklungsgeschwindigkeit bezüglich der Ossifikation ist folglich bei *Sorex* sowohl in der Embryonal- als auch in der Jugendphase grösser als bei *Crocidura*.

Der Vergleich mit *Neomys* zeigt nochmals andere Verhältnisse. Die Geburtssituation stimmt bei der Wald- und Wasserspitzmaus genau überein. Während der gesamten Embryonalzeit verläuft die Entwicklung bei beiden Arten gleich

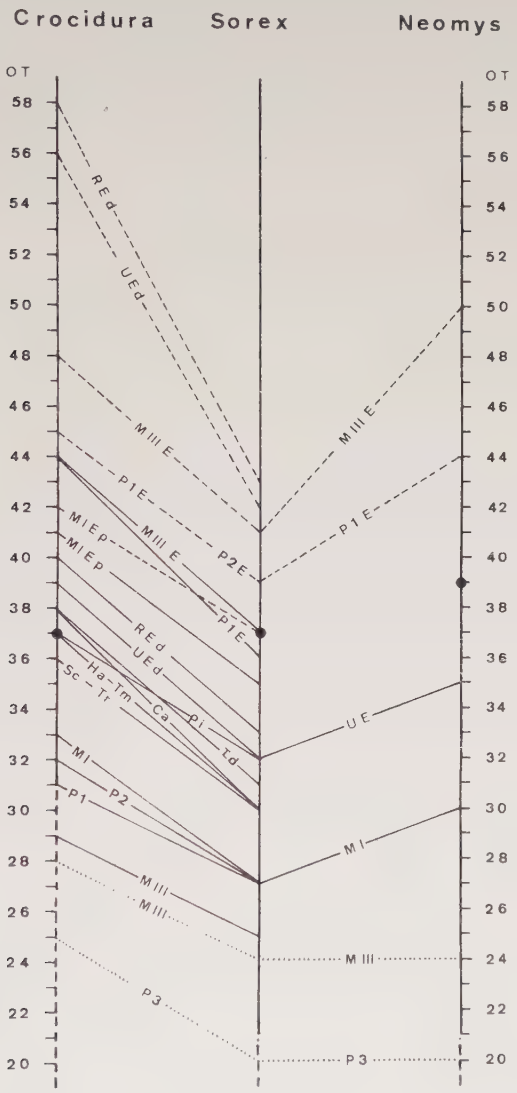


Abb. 34.

Zeitliche Korrelation der enchondralen Ossifikation und des Epiphysenschlusses im Handskelett. . . . . Diaphyse verkalkt, ——— Beginn der enchondralen Ossifikation, - - - - - - Epiphysenfuge abgebaut. Abkürzungen: E Epiphyse, M Metacarpus, P 1 Grundphalanx, P 2 Mittelphalanx, P 3 Endphalanx, R Radius, U Ulna; übrige Abkürzungen wie in Abb. 33. Schwarzer Punkt: Zeitpunkt der Lösung des Zehenverschlusses.

schnell, die Verbindungslinien liegen daher am 21. OT waagrecht. Gegenüber der Hausspitzmaus besteht folglich zu diesem Zeitpunkt ein Entwicklungsvorsprung von 5 Tagen. Dieser Vorsprung nimmt nach der Geburt langsam ab; gewisse Elemente wie z.B. die Grundphalangen weisen gegen Ende der Jugendentwicklung nur noch einen Vorsprung von 1—2 Entwicklungstagen auf. Das bedeutet, dass die anfänglich grössere Entwicklungsgeschwindigkeit nach der Geburt umschlägt und während der Postnatalentwicklung kleiner ist als jene der Hausspitzmaus. Diese Änderung im Entwicklungstempo hat zur Folge, dass nach anfänglich gleicher Ausgangssituation am 21. OT die Wasserspitzmaus gegenüber der Waldspitzmaus einen sich allmählich vergrössernden Ossifikationsrückstand aufweist.

Die Untersuchung zum Ossifikationsgeschehen bestätigt den bereits auf Grund äusserlicher Merkmale festgestellten Sachverhalt, dass die Geburtsreife von *Sorex* und *Neomys* gegenüber jener von *Crocidura* deutlich abweicht. Die Hausspitzmäuse weisen bei der Geburt den Ossifikationsgrad der typischen Eutheria-Nesthocker auf. Die Anzahl der Knochenzentren im Handskelett stimmt genau mit derjenigen der Hausmaus (*Mus musculus*) überein. Der Geburtszustand der Wald- und Wasserspitzmäuse ist dagegen wesentlich primitiver. Die Anzahl der Knochenzentren im Handskelett entspricht genau der Situation neonater Beutler. Es verknöchern hier, wie bei den *Marsupialia*, die Endphalangen als erste Handelemente, eine Reihenfolge, die unter den *Placentalia* sonst nur noch für wenige Primaten, z.B. den Menschen, bekannt ist. Da die Schädelossifikation in diesem Altersabschnitt wesentlich reichhaltigere Vergleichsmöglichkeiten bietet, soll der Ausbildungsgrad der neonaten Wald- und Wasserspitzmäuse und seine Beziehung zu den extremen Nesthockern der *Marsupialia* und den bekannten Nesthockern der *Eutheria* in einem gesonderten Kapitel untersucht werden.

Für die verschiedenen Tragzeiten der Soriciden ist demnach die **unterschiedliche Geburtsreife** mitverantwortlich. Allerdings beträgt der Unterschied der Tragzeit 10 Tage, die Geburtssituation von *Crocidura* wird durch *Sorex* jedoch bereits nach 5 Entwicklungstagen erreicht! Diese Differenz kommt, wie die Gegenüberstellung der Entwicklungszeiten gezeigt hat, durch eine **unterschiedliche Entwicklungsgeschwindigkeit** zustande. Diese Feststellung gilt vorerst jedoch nur für das Skelett, nicht aber für die übrige Entwicklung. Der Vergleich anderer Entwicklungsmerkmale wie die transitorischen Verschlüsse und die Sinushaare hat ja auf eine **gleiche Entwicklungsgeschwindigkeit** hingewiesen. Eine mögliche Deutung dieser Widersprüche soll unter Berücksichtigung aller gefundener Fakten in der folgenden Diskussion versucht werden.

7. Diskussion zum Ontogenesemodus und zur Tragzeit der Soriciden

a) *Die Entwicklungsgeschwindigkeit der Soriciden*

Der Entwicklungsmodus einer Art wird durch die Tragzeit und den Geburtszustand nur ungenügend charakterisiert, da Änderungen im Entwicklungsrhythmus dadurch nicht erfasst werden. Diese können jedoch von grosser Bedeutung sein, wie das Beispiel der Beuteltiere zeigt, die u.a. durch eine extreme postnatale Entwicklungsdehnung gekennzeichnet sind. Deshalb sind Angaben zur Entwicklungsgeschwindigkeit eine Voraussetzung für die vergleichende Beurteilung und eine mögliche phylogenetische Deutung.

Die Tragzeit, so konnte in der Untersuchung zur Fortpflanzungsbiologie (VOGEL, 1972) gezeigt werden, stimmt bei *Sorex araneus* und *Neomys fodiens* überein; sie beträgt 20 Tage (Geburt am 21. OT). Diejenige von *Crocidura russula* weicht stark ab, sie beträgt 30 Tage. Die Geburtszustände der Wald- und Wasserspitzmäuse sind sehr ähnlich; neonate Hausspitzmäuse dagegen sind deutlich weiterentwickelt und stehen daher auf einem evolutiv höheren Niveau. Es stellt sich nun die Frage, ob die verlängerte Tragzeit allein durch das Hinausschieben des Geburtstermins oder nicht wenigstens zum Teil durch eine Änderung der Entwicklungsgeschwindigkeit verursacht wird, die unabhägig vom Geburtszustand verwirklicht sein könnte. Beispiele für solche Unterschiede in der Entwicklungszeit bei gleichem Geburtszustand sind zahlreich; es seien hier nur *Mesocricetus* mit 16 Tagen und *Microtus* mit ca. 20 Tagen Tragzeit angeführt, beide zur gleichen Familie der *Cricetidae* gehörend.

Der Ontogenesevergleich bei den Soriciden zeigt nun, dass sich die untersuchten Organe recht verschieden verhalten. Sehr auffallend ist z.B. der unterschiedliche Verlauf der Wachstumskurven. Ein Beispiel aus der Gewichtskurve soll dies veranschaulichen: Obwohl die ausgewachsene Waldspitzmaus mit 11 g Adultgewicht durchschnittlich 1 g leichter ist als die Hausspitzmaus, wiegt *Sorex* am 31. OT 5,6 g, *Crocidura* aber erst 1,1 g! Das Gewicht von 5,5 g wird von der Hausspitzmaus erst am 40. OT erreicht. Eine ähnliche Situation ist für das Ossifikationsgeschehen festzustellen: Das der neugeborenen Waldspitzmaus entsprechende Stadium wird von der Hausspitzmaus statt am 21. erst am 26. Ontogenesetag erreicht. Dieser Abstand vergrössert sich mit zunehmendem Alter noch stärker.

Bezüglich der Ossifikation müssten von den 10 Tagen Tragzeitdifferenz 5 auf den unterschiedlichen Geburtszustand, die restlichen 5 Tage jedoch auf einen Unterschied in der Entwicklungsgeschwindigkeit zurückzuführen sein.

Dieser Interpretation widerspricht jedoch die Tatsache, dass andere Vergleichspunkte der Entwicklung, beispielsweise das Öffnen von transitorischen Verschlüssen, der Schnurrhaardurchbruch, der Zahndurchbruch sowie die

potentielle Selbständigkeit, bei allen drei Arten nahezu synchron erreicht werden. Diese zeitlich übereinstimmenden Vergleichspunkte müssten als extreme Heterochronien gedeutet werden, die ganz zufällig auf denselben Zeitpunkt fallen, da bei einer angenommenen Veränderung der Entwicklungsgeschwindigkeit die absolute Zeitmessung nicht mehr als Vergleichsmassstab dienen darf. Eine solche Erklärung würde den Fakten keineswegs gerecht. Es drängt sich deshalb folgende Interpretation auf: *Sorex* und *Neomys*, die auf einer primitiveren Stufe geboren werden, zeigen phylogenetisch ältere Zustände und sind deshalb primäre Entwicklungsformen. *Crocidura* hat seine Vorfahrentragzeit von 20 Tagen zu Gunsten einer evoluierteren Geburtssituation um 10 Tage verlängert. Dieser Schritt vom primitiven zum evoluierten Nesthocker, der beispielsweise von den Marsupialiern nicht bewältigt werden konnte, hatte grosse Umstellungen im Entwicklungsrhythmus zur Folge, die einen deutlich abgewandelten Ontogenesemodus ergaben. Wichtige Entwicklungsprozesse wie Körperwachstum und Ossifikation konnten sich nun einen beträchtlich langsameren Rhythmus leisten oder wurden durch den Milieuwechsel dazu gezwungen. Andere Merkmale behielten jedoch völlig unabhängig davon ihre ursprüngliche Entwicklungsgeschwindigkeit bei, wie z.B. ein Teil der transi-torischen Verschlüsse. Gerade durch sie wird dieser Vorgang sehr drastisch demonstriert, weil das übrige Integument — abgesehen von der Sinushaarentwicklung — sich ganz der neuen Situation anpasst.

Dass diese Interpretation nicht nur aus zufälligen Übereinstimmungen konstruiert ist, sondern für Soriciden allgemeine Geltung haben dürfte, kann durch ein weiteres Beispiel belegt werden. Die Daten zur Entwicklung der Etruskerspitzmaus (*Suncus etruscus*, *Crocidurinae*), die allerdings an einem relativ kleinen Material gewonnen wurden (VOGEL, 1970), passen genau ins Schema. Da die Tragzeit mit 27½ Tagen zwischen denjenigen unserer Vergleichstiere liegt, müssten einerseits die variablen Merkmale ebenfalls eine Zwischenstellung einnehmen, die andern sich jedoch synchron zu jenen der hier untersuchten Arten verhalten. Die Abbildung 35 zeigt, dass diese Forderungen verwirklicht sind. Die Augen öffnen sich am 42.—43. OT, der Zahndurchbruch und das Ende der Laktationsphase fallen zeitlich mit den entsprechenden Fakten bei den andern Arten zusammen und dies bei einem Tier, das mit einem Adultgewicht von durchschnittlich 2 g 6mal leichter ist als die Hausspitzmaus und 9mal leichter als die Wasserspitzmaus. Dass die Entwicklungsgeschwindigkeit von der Körpergrösse nur wenig beeinflusst zu werden braucht, zeigen die Verhältnisse bei *Rattus norvegicus* und *Micromys minutus*. Bei ähnlicher Geburtssituation beträgt der Tragzeitunterschied nur 2 Tage, wobei die Ratte aber ca. 40mal schwerer ist. Da bei einer Tragzeitdifferenz von 10 Tagen die Ossifikation der Hausspitzmaus um 5 Tage verzögert ist, sollte bei einer Tragzeitdifferenz von 3 Tagen, wie sie zwischen *Suncus* und *Crocidura* vorliegt, ein Ossifikationsunterschied von 1½

Tagen realisiert sein. Im Geburtsmoment ist *Suncus* gegenüber *Crocidura* um einen Tag voraus, bis zum 31. OT vergrössert sich der Abstand auf 2 Tage und erfüllt demnach genau die theoretischen Erwartungen.

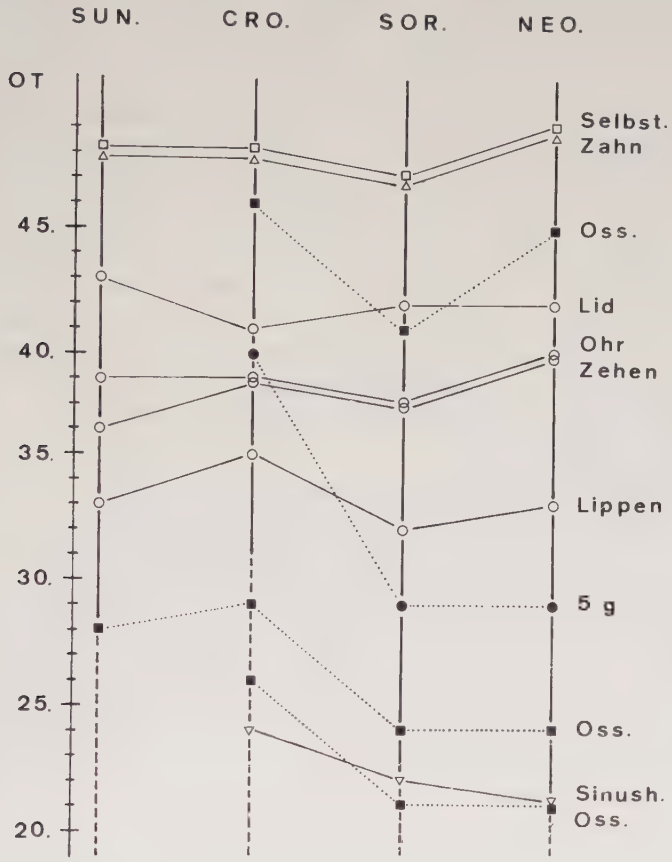


ABB. 35.

Vergleichspunkte der Entwicklung von *Suncus*, *Crocidura*, *Sorex* und *Neomys*.
——— synchron, ... heterochron

Das plastische Verhalten der Skelettentwicklung gegenüber den von der Evolution wenig beeinflussten transitorischen Verschlüssen kommt auch bei *Neomys* deutlich zum Ausdruck. Nach einer Ossifikationsgeschwindigkeit die zunächst bis zum Geburtsmoment mit der Waldspitzmaus übereinstimmt, verlangsamt sich das Entwicklungstempo postnatal sogar unter dasjenige der Hausspitzmaus, so dass bis zum Zeitpunkt der Selbständigkeit die anfängliche Differenz sich gegenüber dieser Art stark verringert hat. Der ursprüngliche Zeitpunkt der

Lidöffnung wird dagegen beibehalten. Da bei *Neomys* keine Verlängerung der intrauterinen Entwicklungsphase stattgefunden hat, muss diese Entwicklungsverzögerung im Skelett eine andere Ursache haben. Wahrscheinlich ist die gesteigerte Körpergrösse dafür verantwortlich. Der Vergleich der Wachstumskurven von *Sorex* und *Neomys* weist auf einen solchen Zusammenhang hin.

b) *Vergleich mit anderen Eutherien*

Nun muss überprüft werden, ob die mit der Evolution der Geburtssituation verbundenen Begleiterscheinungen auch in andern Eutheriengruppen beobachtet werden können, stellt sich doch die Frage, ob die gefundenen Beziehungen als Regel oder als Spezialfall gewertet werden müssen. Die für die untersuchten Soriciden geltende Beziehung soll deshalb nochmals kurz zusammengefasst werden: **Der Schritt vom primitiven Nesthocker zum evoluierten Nesthocker wird erreicht, indem der Geburtsmoment durch eine Tragzeitverlängerung auf einen späteren Zeitpunkt verlegt wird. Gleichzeitig wird die Wachstums- und Ossifikationsgeschwindigkeit retardiert. Andere Entwicklungsprozesse, wie z.B. die Lidöffnung, verhalten sich relativ selbständig und behalten ihre ursprüngliche Entwicklungsgeschwindigkeit unabhängig bei.**

Dieser Befund steht jedoch den Ergebnissen von MÜLLER (1969) diametral entgegen. Diese Autorin bewies, dass bei fortschreitender Evolution die Ossifikation sich statisch verhält, der Zeitpunkt der Lidöffnung jedoch dynamisch wechselt. Ihre Untersuchungen basieren zwar auf Beobachtungen bezüglich des Schrittes vom evoluierten Nesthocker zum Nestflüchter, doch ist kaum anzunehmen, dass innerhalb der Eutherien derart prinzipielle Unterschiede auftreten. Es sollen deshalb ihre Hypothesen beleuchtet und ihre Beweisführung überprüft werden.

Die Fakten, die der Beurteilung zu Grunde liegen, sind für die Soriciden wie für die übrigen Eutherien dieselben: Die Lidöffnung findet bezüglich der Ossifikationsreife zu ganz verschiedenen Zeiten statt, in der Regel mit fortschreitender Ranghöhe immer früher. Der Lidöffnung kommt insofern grösste Bedeutung zu, als sie nach Ansicht von MÜLLER zeitlich mit einem ganz bestimmten Differenzierungsgrad des Gehirnes korreliert ist. Diese Übereinstimmung erklärt sich durch die Tatsache, dass einerseits das Auge als Gehirnteil von der Entwicklungsgeschwindigkeit des ganzen Gehirnes abhängig ist, andererseits die Lidöffnung wahrscheinlich direkt mit dem Erlangen der Funktionstüchtigkeit des Auges zusammenfällt. Der Ossifikationsprozess ist für eine Beurteilung der Entwicklung ebenfalls sehr wichtig, weil er nach MÜLLER (1968*b*) die Gesamtentwicklung repräsentiert, bezw. etwas später vorsichtiger als „repräsentativ für den Gestaltzustand" bezeichnet wird (MÜLLER, 1969). Damit erscheint seine Verwendung als Massstab berechtigt, um Abweichungen der stark dem evolutiven Prozess unterworfenen Hirnentwicklung zu erfassen. Falls diese Beziehungen wirklich gelten, bedeutet dies, dass im Entwicklungsgeschehen die Ossifikation

sich statisch, die Lidöffnung sich jedoch dynamisch verhält. Unter dieser Voraussetzung ergibt sich eine bedeutende Interpretationsmöglichkeit zur Cerebralisation der Eutherien: Die Tatsache, dass mit fortschreitender Evolution die Lidöffnung bezüglich der Ossifikation immer früher erfolgt, beweist eine mit zunehmender Ranghöhe progressiv beschleunigte Hirnentwicklung. Dieser Vorgang wird von MÜLLER (1969) als „initialer Cerebralisationsschub" bezeichnet; der Schub ist um so grösser, je früher sich die Augen öffnen.

Die Befunde an den Soriciden müssen jedoch umgekehrt gedeutet werden: Während der Zeitpunkt der Lidöffnung konservativ beibehalten wird, werden die Wachstums- und Ossifikationsvorgänge gedehnt. Ein initialer Cerebralisationsschub im Sinne MÜLLERS ist jedoch bei synchroner Lidöffnung undenkbar. Es ist deshalb notwendig, das Beispiel, das MÜLLER (1969) zur Beweisführung ihrer Hypothese benutzte, zu überprüfen und unter Umständen neu zu interpretieren.

Zur Stützung ihrer Hypothesen beruft sich diese Autorin auf das Vergleichspaar *Lepus europaeus* (Feldhase) und *Oryctolagus cuniculus* (Kaninchen), da sich diese nahe verwandten Arten für eine solche Prüfung besonders eignen. Ihre Neonaten geben uns nach MÜLLER erste Hinweise auf eine von der Gesamtentwicklung relativ unabhängige Hirnentwicklung, da sie „bei übereinstimmender Gestaltsituation ganz verschiedene Vermehrungsfaktoren aufweisen": Beim blindgeborenen Kaninchen beträgt der Vermehrungsfaktor des Hirnes im Geburtsmoment 7,6, beim Hasen dagegen nur 2,97. Bevor hier auf die Vermehrungsfaktoren eingegangen werden kann, scheint mir eine Präzisierung der „übereinstimmenden Gestaltsituation" notwendig: MÜLLER meint damit die im Geburtsmoment bei beiden Arten nahezu übereinstimmende Skelettreife, auf die erstmals PETRI (1935) aufmerksam gemacht hat. Die Problematik einer Gleichsetzung von Gestaltzustand und Ossifikation zeigt sich hier besonders eindrücklich, ist doch die Erscheinung der beiden Neonaten trotz gleicher Ossifikationsreife extrem verschieden. Das Kaninchen ist als Nesthocker bei der Geburt völlig hilflos und kaum behaart, der Hase dagegen als typischer Nestflüchter mit richtigem Pelz bereits ein verkleinertes Abbild der Adultform.

Die Beziehung von Hirn- und Augentwicklung wurde bereits erläutert; sie zeigt sich ebenfalls sehr deutlich bei unserem Vergleichspaar. Beim Kaninchen, das im Geburtsmoment nur wenig cerebralisiert ist, öffnen sich die Augen erst am 10. Postembryonaltag, beim Hasen dagegen sind die Augen im Geburtsmoment bereits offen. Kleiner Vermehrungsfaktor und frühes Augenöffnen bei gleichem Ossifikationsgrad stehen als Zeichen einer beschleunigten Hirnetwicklung beim evoluierteren Hasen. „Mit der Berücksichtigung des Umstandes, dass die Tragzeiten von *Oryctolagus* und *Lepus americanus* übereinstimmt" (MÜLLER, 1969), scheinen diese Schlüsse richtig. Diese entscheidende Voraussetzung ist jedoch nicht gegeben. Da sich MÜLLER bezüglich der Tragzeiten auf ASDELL

(1964) beruft, sind in Tabelle 8 sowohl diese als auch die Tragzeitdaten anderer Autoren zusammengestellt.

TABELLE 8

Tragzeiten der Lagomorpha

Gattung, Art	Tragzeit	Geburtszustand	Autor
	Tage		
Ochotona princeps	31	blind, hilflos,	ASDELL, 1964
Ochotona	30	fast nackt	WALKER, 1968
Sylvilagus audubonii	28-30		ASDELL, 1964
Sylvilagus floridanus	26-30		ASDELL, 1964
Sylvilagus cunicularis	28-30		ASDELL, 1964
Sylvilagus	26-30		WALKER, 1968
Oryctolagus cuniculus	30-32		ASDELL, 1964
Oryctolagus	28-33		WALKER, 1968
Oryctolagus	28-31		VAN DEN BRINK, 1956
Lepus europaeus	42	sehend, stark	ASDELL, 1964
Lepus europaeus	42	behaart	BIEGER, 1941
Lepus europaeus	42		HEDIGER, 1948
Lepus europaeus	43-44		NOTINI, 1941
Lepus europaeus	35*		STRAUSS, 1958
Lepus americanus	36-42		WALKER, 1968
Lepus americanus	38		ASDELL, 1964
Lepus californicus	41-47**		ASDELL, 1964
Lepus timidus	42		ASDELL, 1964
Lepus timidus	43-44		NOTINI, 1941

* Die minimale Tragzeit für den Feldhasen von 35 Tagen wurde nur einmal festgestellt. Nach anderer Berechnungsmethode ergibt sich für diesen speziellen Fall eine Tragzeit von 36 Tagen. ** Durchschnitt: 43 Tage.

Hier zeigt sich eindeutig, dass die Tragzeit der nesthockenden Lagomorpha ca. 30, jene der Nestflüchterformen ca. 40 Tage beträgt. Diese Zeitdifferenz, die von MÜLLER nicht berücksichtigt worden ist, stimmt jedoch genau mit dem Betrag überein, um den sich die Augen der Nesthocker später öffnen. Für die Ontogenese der *Lagomorpha* gilt deshalb eindeutig die gleiche Beziehung wie für die Soriciden: die Lidöffnung erfolgt synchron, die Ossifikation der Form mit verlängerter intrauteriner Phase ist retardiert.

Die Differenz der Hirnvermehrungsfaktoren bei der Geburt erklärt sich nun ganz einfach: Das neonate Kaninchen ist ja noch 10 Tage jünger als der neugeborene Hase, deshalb ist auch das Gehirn weniger weit entwickelt. Zur Überprüfung der Situation wurde das Gehirn eines Kaninchens im Zeitpunkt des Augenöffnens gewogen. Sein Vermehrungsfaktor beträgt für dieses Stadium 2,46 und steht somit demjenigen des gleichaltrigen Hasen (2,97) sehr nahe. Die

Hirnentwicklung erfolgt bis zu diesem Termin im Gegensatz zur Ossifikation bei beiden Arten übereinstimmend. Daraus folgt, dass dem Hasen ein initialer Cerebralisationsschub abgesprochen werden muss. Abbildung 36 zeigt zusammenfassend die wirklichen zeitlichen Korrelationen der Leporidenentwicklung.

Der Vergleich von Hase und Kaninchen zeigt nicht nur eine Retardation der Ossifikation, die noch extremer als bei den Soriciden verwirklicht ist, sondern ebenfalls eine Verzögerung im Körperwachstum. Das Kaninchen wiegt bei der Geburt 60 g (WALKER, 1968), was 3,4% des mittleren Adultgewichtes entspricht, der Hase wiegt 135 g (HEDIGER, 1948) oder 4,5% des Adultgewichtes (Adultgewicht nach GAFFREY, 1961). Der Vorsprung des Hasen ist demnach sehr gering, obwohl er für den Aufbau 10 Tage mehr Zeit zur Verfügung hat.

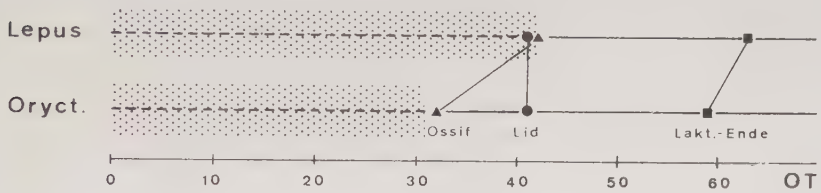


ABB. 36.

Vergleichspunkte der Entwicklung von *Lepus* und *Oryctolagus*: synchrone Lidöffnung, heterochrone Ossifikation.

c) *Die Korrelation von Ontogenesemodus und Cerebralisation bei den Soriciden*

Aus der Arbeit von MÜLLER (1969) geht klar hervor, dass bei ranghohen Säugern die Öffnung des Lidverschlusses bezüglich der Ossifikation zu einem frühen Zeitpunkt erfolgt. Als Ursache dafür wurde von der Autorin ein „Initialer Cerebralisationsschub" verantwortlich gemacht. Dieser hielt allerdings einer genauen Prüfung nicht stand; die Soriciden- und Leporidenentwicklung hat ja deutlich gezeigt, dass nicht eine Beschleunigung der Hirnentwicklung vorliegt, sondern eine Verzögerung im Wachstum des Skelettes. Diese neue Interpretation ändert natürlich nichts an der Tatsache, dass neben der zunehmenden Wachstumsverschiebung ein Cerebralisationsanstieg zu verzeichnen ist. Unter den extremsten Formen finden sich die hochcerebralisierten Wale und Elefanten, die im Zeitpunkt der Lidöffnung noch keine Carpus- und Tarsusossifikation aufweisen. Auf der andern Seite stehen die Vertreter der Gattung *Sorex*, die durch die niedrigsten Totalindices unter den Eutherien gekennzeichnet sind (MANGOLD-WIRZ, 1966). Bei *Sorex araneus* haben wir gesehen, dass ein bis zwei Tage nach der Lidöffnung sämtliche Epiphysenfugen der Hand abgebaut sind (inkl. der Epiphysen von Radius und Ulna!). Eine Deutung dieser Beziehung von Ontogenesemodus und Cerebralisationsgrad ist sehr wohl möglich: Durch die Verlangsamung des

Körperwachstums gewinnt das Zentralnervensystem unter Beibehaltung der alten Entwicklungsgeschwindigkeit Zeit für eine zusätzliche Entfaltung, die im gesteigerten Totalindex zum Ausdruck kommt. Wichtig in diesem Zusammenhang ist die Tatsache, dass die Änderung der Wachstumsgeschwindigkeit mit der Evolution der Geburtssituation zusammenhängt, die nach PORTMANN (1938) eine erste Voraussetzung für die gesteigerte Cerebralisation darstellt. Eine Abklärung der Zusammenhänge ist auf breitester Basis notwendig. In der vorliegenden Arbeit kann jedoch lediglich für die untersuchten Soriciden überprüft werden, ob auch hier mit der Änderung der Entwicklungsgeschwindigkeit eine Steigerung des Cerebralisationsgrades einhergeht.

Als Vergleichswerte zur Darstellung der Cerebralisationshöhe eignen sich die Totalhirnindices (TI) nach WIRZ (1950) besonders gut. Aus der Zusammenstellung von MANGOLD-WIRZ (1966) können folgende Werte entnommen werden:

TABELLE 9

Totalindices der Soriciden

Art	TI	Körpergewicht
Sorex minutus	1,86	4,6
Sorex araneus	2,27	10,3
Crocidura russula	2,34	11,1
Neomys fodiens	2,44	16,5
Blarina brevicauda	3,29	17,4
Crocidura occidentalis	2,95	32

Die Reihenfolge wurde von mir nach zunehmendem Körpergewicht festgelegt. Sie entspricht gleichzeitig der Reihenfolge der zunehmenden TI, mit Ausnahme des TI von *Crocidura occidentalis*. Eine Korrelation zur unterschiedlichen Geburtssituation oder zur systematischen Verwandtschaft ist nicht erkennbar. Für die höhere Cerebralisation scheint demnach die zunehmende Körpergrösse die entscheidende Rolle zu spielen. Dies erklärt auch die geringen Unterschiede zwischen *Sorex araneus* und *Crocidura russula*.

Von STEPHAN (1967) ist ferner für die Insektivoren eine Abhängigkeit der Cerebralisationshöhe von der Spezialisation nachgewiesen worden. Durch die Berechnung verschiedener Hirnindices kommt dieser Autor zu einer Wertung, die *Crocidura russula* durchschnittlich sogar etwas unter *Sorex araneus* einordnet. *Neomys* dagegen wird auf Grund dieser Indices weit über *Sorex* gestellt und fällt daher nicht mehr unter den Begriff der „Basalen Insektivoren". Für diese Sonderstellung muss die semiaquatile Lebensweise verantwortlich gemacht werden. Gesteigerte Körpergrösse und Spezialisation müssen deshalb als die dominanten

Faktoren angesehen werden, die bei den Soriciden eine Steigerung der Cerebralisation hervorrufen. Die Verbesserung des Geburtszustandes unter gleichzeitiger Retardation der Wachstumsgeschwindigkeit ist bei *Crocidura russula*, soweit es dem vorliegenden Zahlenmaterial entnommen werden kann, noch mit keiner gesteigerten Cerebralisation verbunden.

d) *Die Tragzeit der Soriciden bezüglich der „archaischen Norm"*

Eines der ursprünglichen Ziele dieser Arbeit war, die Hypothese der „archaischen Norm" von R. MARTIN (1962) und PORTMANN (1965) an den Soriciden zu überprüfen. Es geht dabei um die Frage nach der für Eutherien ursprünglichen Entwicklungsgeschwindigkeit, die zum evoluierten Nesthockerzustand führt. Erst ihre Kenntnis ermöglicht eine evolutive Beurteilung der vielfältigen Tragzeitlängen, die ohne Steigerung der Cerebralisation oder Veränderung der Geburtssituation nebeneinander beobachtet werden können. MARTIN ging für die Beurteilung von den Verhältnissen aus, die sich aus dem Vergleich von Wanderratte und Meerschweinchen ergeben. Dabei zeigt sich, dass die Entwicklung von *Cavia* gegenüber *Rattus* genau um den Faktor 2 gedehnt ist. Ein Vergleich mit andern Nagern führt die mögliche Vielfalt vor Augen: für dieselbe Leistung (Entwicklung bis zum Nesthockerstadium) werden je nach Art 16—44 Tage benötigt! Da u.a. primitive Gattungen wie Citellus eine Tragzeit von ca. 30 Tagen aufweisen, schien die Möglichkeit gegeben, dass diese mittlere Länge eine ursprüngliche Form repräsentiert, um so mehr als ähnliche Tragzeiten auch unter den Insektivoren realisiert sind, wobei MARTIN auf die Gattung *Crocidura* hinweist. Die Tragzeit der meisten Muriden, die ca. 20 Tage beträgt, muss in diesem Bezugsstystem als sekundär gestaucht bezeichnet werden. Im Gegensatz dazu muss die Entwicklungsgeschwindigkeit des Meerschweinchens, die erst nach 39 Tagen zu einem vergleichbaren Stadium führt, als sekundär verlangsamt gedeutet werden. PORTMANN (1965) hat die Liste der Beispiele von MARTIN um einige Arten, hauptsächlich aus der Ordnung der Insektivoren, ergänzt. Dabei schien natürlich die Tragzeit von *Sorex* mit 20 Tagen der Muridennorm zu entsprechen und man konnte an die Möglichkeit denken, dass hier ebenfalls eine sekundäre Beschleunigung der Entwicklungsgeschwindigkeit stattgefunden habe.

Die vorliegenden Ergebnisse bestätigen diese Möglichkeit nicht. Trotz ähnlicher Länge dürfen die Tragzeiten von *Mus* und *Rattus* nicht mit jenen von *Sorex* und *Neomys* verglichen werden, da die Geburtszustände stark divergieren! Die Entwicklungsgeschwindigkeit ist folglich eine ganz andere. Trotzdem scheinen die vorliegenden Resultate die Hypothese von MARTIN zu stützen, zeigen sie doch, dass der unter den rezenten Eutherien zweifellos ursprünglichste Entwicklungsmodus zwangsläufig zu der von PORTMANN als „archaische Norm" bezeichnete Tragzeit von 30 Tagen führt.

Müller (1969) bezieht zu diesem Problem eine ganz andere Position. Diese Autorin postuliert für die Eutherienvorfahren Tragzeiten von 12—17 Tagen als notwendige Ausgangssituation; alle andern Formen wären demnach sekundär verlängert. Wenn mit der Verlängerung nicht gleichzeitig eine höhere Cerebralisation einhergeht, wird von Dehnungsformen gesprochen, die Möglichkeit einer Stauchung wird dagegen nicht akzeptiert. Diese Interpretation besticht durch ihre Klarheit. Die Verhältnisse bei den Soriciden ergeben leider keine Anhaltspunkte, die eine Stellungsnahme zu dieser interessanten Hypothese ermöglichen.

III. DER GEBURTSZUSTAND DER SORICIDEN: ONTOGENETISCHE WERTUNG, SYSTEMATISCHE UND PHYLOGENETISCHE KONSEQUENZEN

1. Die Kopfossifikation im Geburtsmoment

Das Verhalten der Tiere, ferner die äusseren Strukturen, wie z.B. der Entwicklungsgrad der Vibrissen sowie die Ossifikation der Extremitäten im Geburtsmoment, haben gezeigt, dass die Wald- und die Wasserspitzmaus entsprechend der kürzeren Tragzeit in einem weniger reifen Zustand zur Welt kommen als die Hausspitzmaus. Eine präzisere Charakterisierung des Geburtszustandes, die eine detailiertere Vergleichsmöglichkeit mit den Verhältnissen anderer Säuger bietet, soll deshalb durch die Darstellung des Ossifikationsgrades am Kopfskelett versucht werden. Da gerade um die Geburtszeit wichtigste Entwicklungsschritte im Chondrocranium ablaufen, vermag dieser Vergleich differenziertere Auskunft über die Geburtssituation zu geben.

Die wichtigsten Ossifikationsvorgänge am Schädel der Soriciden sind bereits ausführlich beschrieben worden. Über *Sorex araneus* liegen Arbeiten von Parker (1885) und de Beer (1929), über *Suncus orangiae* eine ausführliche Darstellung von Roux (1947) vor. Allen Arbeiten lag jedoch undatiertes Material zu Grunde, und immer fehlte auch ein neonater Vertreter. Darum scheint es mir sinnvoll, im Augenblick nur auf dieses fehlende Stadium genauer einzugehen. Als Material lagen mehrere Geburtsstadien der hier behandelten Spitzmäuse vor, ferner auch neugeborene Etruskerspitzmäuse (*Suncus etruscus*). Zur Kontrolle wurden die Geburtszustände von Labormäusen und Ratten mit denselben Methoden überprüft. Sämtliche Arten wurden sowohl nach der Alizarinrotmethode gefärbt und aufgehellt, als auch zur histologischen Überprüfung geschnitten und gefärbt. Die angewendete Technik wurde bereits ausführlich beschrieben.

Sorex araneus :

Im Cranium der neugeborenen Waldspitzmaus sind bereits alle Zentren der desmalen Schädelnkochen ausgebildet mit Ausnahme des Ossiculum accessorium mallei, das, wenn überhaupt vorhanden, ontogenetisch sehr spät auftritt. Die Abbildung 41 der Schädelbasis lässt erkennen, dass die einzelnen Knochenelemente bereits ihre typische Form aufweisen, wenngleich ihre Ausgestaltung noch sehr unvollkommen ist. Das bei Soriciden reduzierte *Jugale* wird im Aufhellungspräparat nur mit Mühe gefunden. Es liegt als unabhängiges Knochenstäbchen lateral vom Processus coronoideus und weist keine Verbindung zum Squamosum oder Maxillare auf. Seine minimale Grösse ist ein Zeichen starker Reduktion; bis zum 5. PT nimmt sein Umfang noch etwas zu, doch bis zum 10. PT ist es vollständig reduziert und auch histologisch nicht mehr nachweisbar. Seine Ansicht, dass das fehlende Jugale bei Insektivoren wohl als Rudiment mit dem Processus zygomaticus verschmilzt, begründet M. Weber (1928) mit einer Beobachtung von Peters. Dieser hatte bei *Sorex sacralis* festgestellt, dass das Jugale dem Processus zygomaticus aufsitzt. Die Befunde an *Sorex araneus* zeigen, dass eine solche Verallgemeinerung keinesfalls gerechtfertigt ist.

Die Ausgestaltung des Maxillare, Praemaxillare und Palatinums ist schon recht fortgeschritten. Das Squamosum dagegen ist noch sehr schmal, und der Ort der zukünftigen oberen Gelenkfläche wird erst durch eine feine Knochenüberdachung angedeutet. Der Knochenfortsatz, der die Facies glenoidalis inferior trägt, fehlt diesem Stadium noch gänzlich. Dies ist nich verwunderlich, denn auch der Processus condyloideus ist unspezialisiert und die Gelenkflächen sind noch nicht abgegrenzt. Der Raum zwischen dem Gelenkfortsatz und dem Squamosum ist von Bindegewebe ausgefüllt, in dem der Discus articularis als etwas kompaktere Zellschicht zu erkennen ist (Abb. 40). Eine Gelenkspalte ist zu diesem Zeitpunkt noch nicht ausgebildet! Das Pterygoid ist durch sein grosses sekundäres Knorpelzentrum gekennzeichnet. Lateral ist es nahtlos dem Alisphenoid angeheftet. Der Vomer ist auf ähnliche Weise mit der Lamina transversalis posterior und dem hinteren Paraseptalknorpel verbunden.

Im Gegensatz zur desmalen Ossifikation ist die Ersatzossifikation noch sehr weit zurück, oft erst in Vorbereitung. Zu den 6 Zentren, die de Beer (1929) an seinem ältesten Embryo (11 mm SSL) gefunden hat, sind keine neuen hinzugetreten. Es handelt sich dabei um das unpaare Basioccipitale, die paarigen Exoccipitalia und das Supraoccipitale, ferner ein noch sehr kleines Basisphenoid und das Os hyoideum. Letzteres wurde von de Beer als dasjenige Element bezeichnet, in dem der Ossifikationsprozess am weitesten fortgeschritten ist. Dies kann am neonaten Stadium nicht überprüft werden, da alle aufgeführten Zentren zwar perichondrale Ossifikation aufweisen, die enchondrale Ossifikation aber noch nirgends eingesetzt hat. Die Verhältnisse bei *Neomys* deuten jedoch an, dass das

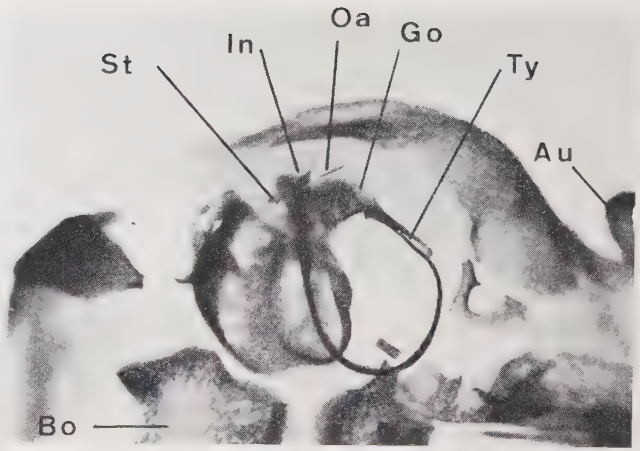


Abb. 37

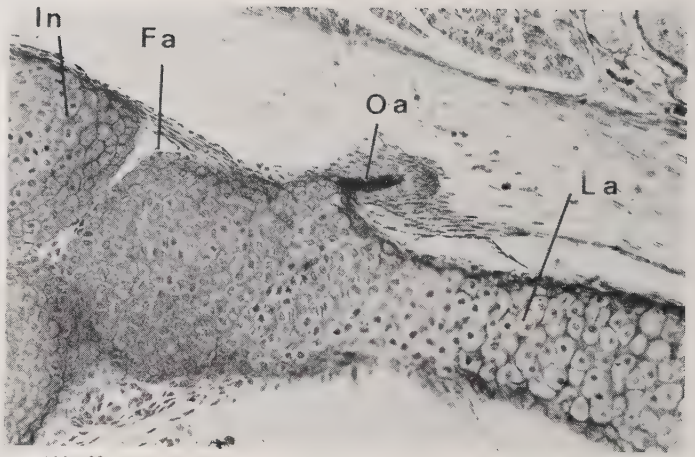


Abb. 38

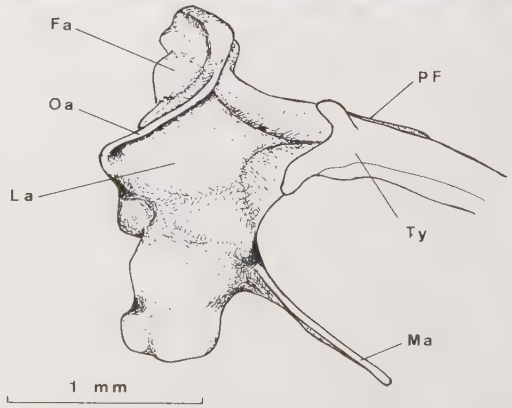


Abb. 39

ABB. 37.
Ohrregion einer neonaten *Crocidura russula* (Aufhellungspräparat).

ABB. 38.
Histologischer Aspekt des Ossiculum accessorium mallei bei neonater Hausspitzmaus.

ABB. 39.
Malleus einer adulten Hausspitzmaus.
Abkürzungen: Au Auge, Bo Basioccipitale, Fa Facies articularis,
Go Goniale, La Lamina, Ma Manubrium, Oa Ossiculum ac. mallei,
PF Processus Folli, St Stapes, Ty Tympanicum.

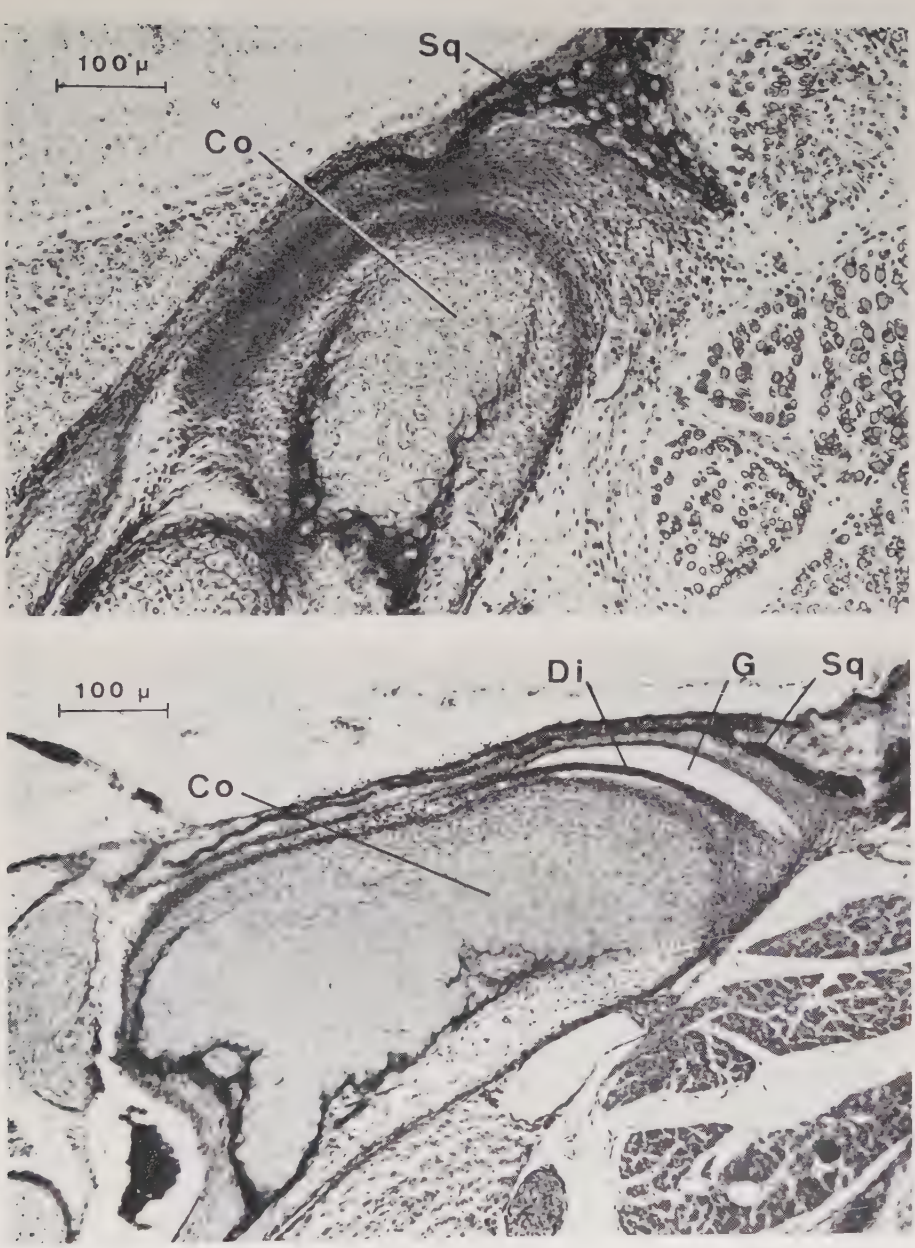


Abb. 40.

Ausbildung des sekundären Kiefergelenkes bei der Geburt.
Oben *Sorex araneus*, unten *Crocidura russula*.
Co Condylus, Di Discus articularis, G Gelenkspalte, Sq Squamosum.

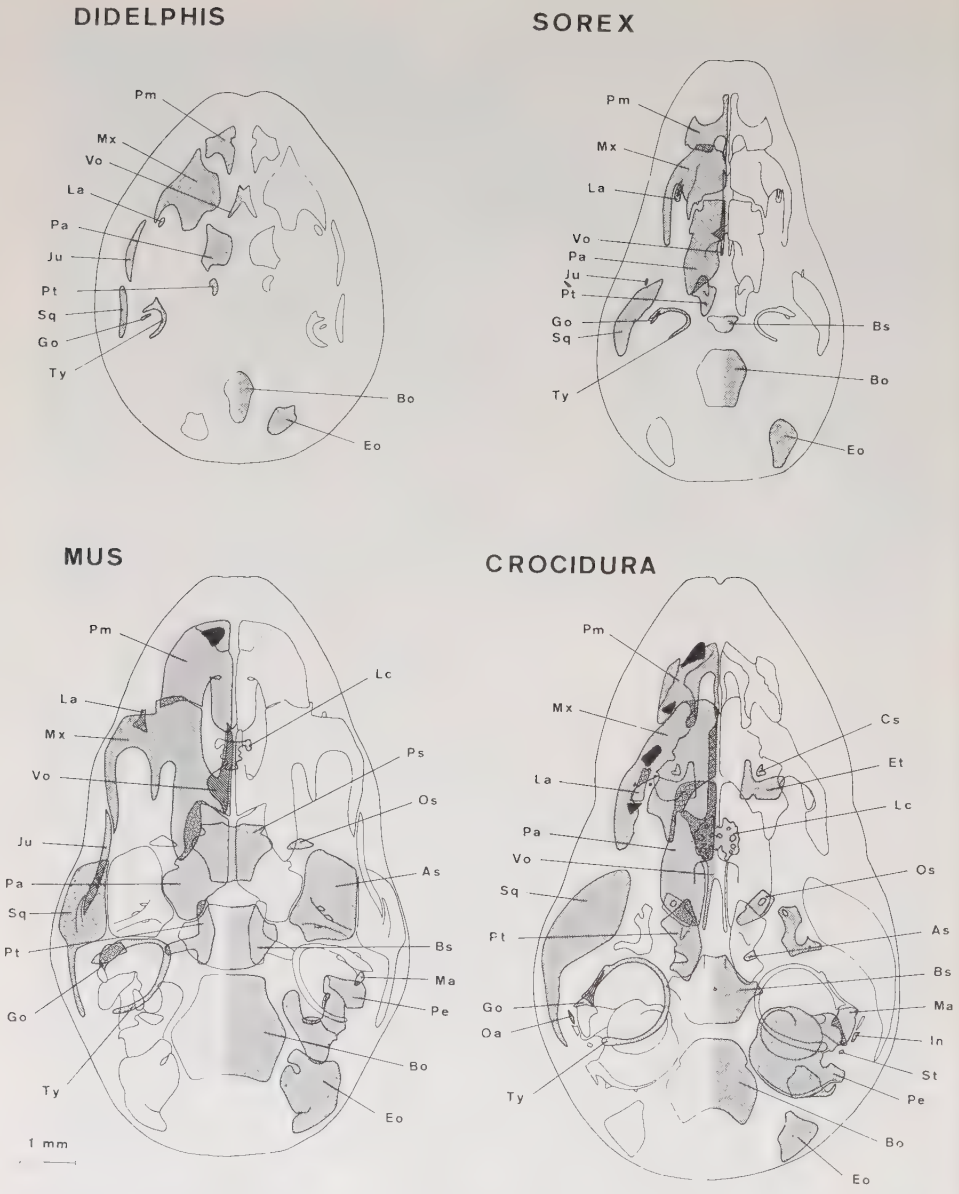


ABB. 41.

Ossifikation der Schädelbasis am 1. PT (*Didelphis* am 3. PT). Auf der linken Seite sind die Deckknochen, auf der rechten Seite sind die Ersatzknochen verdeutlicht. Verkalkte Zähne sind schwarz dargestellt.

Abkürzungen: As Alisphenoid, Bo Basioccipitale, Bs Basisphenoid, Cs crista semicircularis, Eo Exoccipitale, Et Ethmoturbinale, Go Goniale, In Incus, Ju Jugale, La Lacrimale, Lc Lamina cribosa, Ma Malleus, Mx Maxillare, Oa Ossiculum acc. mallei, Os Orbitosphenoid, Pa Palatinum, Pe Petrosum, Pm Praemaxillare, Ps Praesphenoid, Pt Pterygoid, Sq Squamosum, St Stapes, Ty Tympanicum, Vo Vomer.

Basioccipitale gegenüber dem Hyoid einen kleinen Vorsprung aufweist. Trotzdem erscheint die Hyoidossifikation gegenüber den Verhältnissen bei Vertretern anderer Säugerordnungen stark beschleunigt.

Neomys fodiens:

Der Ossifikationszustand im Geburtsmoment stimmt so stark mit demjenigen von *Sorex* überein, dass sich eine Wiederholung der Fakten erübrigt. Nur in zwei Merkmalen zeigt es sich, dass *Neomys* in diesem Alter einen ganz geringen Entwicklungsvorsprung aufweist: Im Basioccipitale ist am vorderen medialen Rand eine erste enchondrale Ossifikationszone festzustellen. Es ist dies die erste derartige Verknöcherung am Schädel. Ferner ist im Aufhellungspräparat seitlich vom Basisphenoid je ein winziges Zentrum sehr schwach angefärbt: die beginnende Verkalkung im Alisphenoid. Allerdings ist diese Zone im histologischen Präparat noch nicht nachzuweisen. Das Squamosum-Dentalegelenk ist im gleichen unreifen Zustand wie bei *Sorex*, die Gelenkspalte ist noch nicht entwickelt.

Crocidura russula:

Die desmalen Knochenelemente der Hausspitzmaus sind im Geburtsmoment vollzählig vorhanden. Die Knochenplatten der Schädeldecke sind ausgedehnt, die Strukturen von Praemaxillare und Maxillare bereits stark ausdifferenziert. Im Oberkiefer werden durch Alinzarinrot die Spitzen der Zähne I 1, I 2, P 4 und M 1 bereits angefärbt. Die beiden Maxillare sind median noch deutlich voneinander getrennt. Am mediocaudalen Ende weisen sie ein kleines Zentrum mit Sekundärknorpel auf, das sich am 28. OT bildet und am 3. PT bereits durch echten Knochen ersetzt ist. Das paarige Palatinum ist, im Gegensatz zum Maxillare, median verwachsen. Da die Verwachsungslinie jedoch auf der ganzen Länge etwas Sekundärknorpel enthält, erscheint die Naht im Durchsichtspräparat noch als getrennt. Der Vomer geht seitlich kontinuierlich in die Lamina transversalis posterior und die Cartilago paraseptalis posterior über. Diese Knorpelelemente sind zum grossen Teil perichondral verknöchert. Die enchondrale Ossifikation findet entlang der Naht statt, der Knorpel wird hier deutlich vom Vomer her abgebaut. Eine ähnliche Situation besteht beim Pterygoid, das lateral direkt ins Alisphenoid übergeht. Die Verbindung ist zu diesem Zeitpunkt bereits derart intensiv, dass im Durchsichtspräparat die ursprüngliche Grenze nicht mehr festgestellt werden kann. Der Sekundärknorpel des Pterygoids ist bereits vollständig abgebaut.

Das Tympanicum ist in diesem Stadium durch das Fehlen des verbreiterten Abschlusses des inneren Schenkels gekennzeichnet, der am adulten Schädel den Hammerkörper ganz überdeckt und mit dem äusseren Schenkel in Kontakt tritt. Das Goniale geht direkt in die verkalkte Lamina des Hammers über. Im Aufhellungspräparat ist in der Mittelohrregion ein weiteres desmales Ossifikations-

zentrum sichtbar, das als längliche Nadel parallel zum Zentrum der Lamina des Hammers liegt. Bereits am 3. PT ist es mit der Verkalkungszone des Malleus so verbunden, dass es im Durchsichtspräparat nicht mehr als selbständiges Knochenelement nachzuweisen ist. Histologisch scheint dieses Element als feine, dem Hammerknorpel aufsitzende Knochenleiste (Abb. 37, 38, 39). Am ausgewachsenen Hammer ist sie noch deutlich sichtbar; sie bildet hier eine feine Knochenkante, welche an der Aussenseite des Hammers entlang dem Hammerkopf verläuft und von HENSON (1961) als „Capitular crest" bezeichnet worden ist. Ich halte dieses Element, das bisher an Soriciden nicht beachtet worden ist, als das von VAN KAMPEN (1905) beschriebene Ossiculum accessorium malleoli. Dieses Knöchelchen wurde hauptsächlich bei *Carnivora*, *Ungulata*, *Xenarthra* und *Rodentia* nachgewiesen. Es liegt entweder frei oder tritt mit angrenzenden Elementen wie Alisphenoid, Petrosum oder Squamosum in Verbindung. Oft wird es auch als Apophyse des Processus Folii gefunden. Meine Annahme wird durch den Befund von VAN ARSDEL und HILLEMANN (1951) gestützt, die beim Goldhamster dieses Element erst am 2. PT beobachten konnten. Das für ein desmales Element späte Auftreten bei *Mesocricetus* wie auch bei *Crocidura* macht es wahrscheinlich, dass es sich um eine homologe Bildung handelt. Da am Hammer der Fledermäuse eine ähnliche Crista festzustellen ist (HENSON, 1961), besteht die Möglichkeit, dass dort in analoger Weise ein Ossiculum accessorium mallei im Hammerkomplex aufgenommen worden ist.

Nur indirekt mit der desmalen Schädelossifikation im Zusammenhang, jedoch für die Beurteilung der Geburtssituation von grosser Bedeutung ist der Ausbildungsgrad des Squamosum-Dentalegelenkes. Der obere Gelenkfortsatz am Squamosum ist erst sehr schwach ausgeprägt, der untere überhaupt noch nicht vorhanden. Die Gelenkfläche am Dentale ist noch einheitlich; die Trennung erfolgt erst später. Der Discus articularis ist als starke bindegewebsfaserige Schicht vorhanden und begrenzt die obere, bereits freie Gelenkspalte (Abb. 40). Die untere Gelenkspalte dagegen ist zum grössten Teil mit lockerem Bindegewebe ausgefüllt und reich an Kapillaren.

Die Ersatzossifikation des Schädels hat folgenden Ausbildungsgrad erreicht: In allen Zentren der Occipitalia hat die enchondrale Verknöcherung begonnen, ebenso im Basisphenoid. In dessen Zentrum befindet sich ein kleines Foramen, durch das weder Gefässe noch Nerven durchtreten. Eine entsprechende Bildung wurde auch von ROUX (1947) an *Suncus orangiae* beobachtet. Der seitliche Processus alaris ist bereits recht ausladend. Im vorderen Winkel, der durch diesen Fortsatz und den zentralen Stamm gebildet wird, spannt sich eine desmal entwickelte Lamina aus, die vom Basisphenoid her auswächst. In der Ala temporalis sind zwei Ossifikationszentren festzustellen. Das eine, ausgehend vom medialen Rand des Foramen ovale, erstreckt sich gegen den Processus anterolateralis. Die laterale Wand des Foramen ovale ist noch nicht verkalkt. Das zweite Zentrum

liegt im Processus pterygoideus und besteht aus deutlich verkalktem Knorpel. Dieses Zentrum geht nach rostral, medial und caudal in desmalen Knochen über, der kontinuierlich mit dem Pterygoid verbunden ist und zu einem gewissen Teil bereits diesem zugesprochen werden muss. Das ganze Gebilde erweckt den Eindruck, als ob zumindest der caudale Teil, der hinter dem verkalkten Zentrum liegt, vom Alisphenoid her ausgewachsen ist.

Die Ala orbitalis erscheint im histologischen Präparat schon sehr stark blasenknorpelig und erweckt den Eindruck, dass die Verkalkungszonen bereits an der Schädelbasis zusammentreffen. Die Alizarinrotpräparate beweisen jedoch, dass der Verkalkungsprozess erst in den lateralen Teilen um das Foramen opticum begonnen hat. Enchondrale Verknöcherung fehlt dem Orbitosphenoid noch gänzlich. Vom Ethmoid ist nur die Lamina cribrosa zum Teil verkalkt, zum Teil perichondral verknöchert; nirgends jedoch sind enchondrale Verknöcherungsprozesse nachzuweisen. In der Nasenkapsel sind bei der neugeborenen Hausspitzmaus das primäre Ethmoturbinale und die Crista semicircularis verknöchert; in beiden hat bereits die enchondrale Ossifikation eingesetzt.

In der Ohrkapsel erstreckt sich ein ausgedehntes Zentrum, das vor allem die Ventralseite der Cochlea umfasst. Ein zweites Zentrum umschliesst das Foramen facialis; es wurde von VAN ARSDEL und HILLEMANN (1951) beim Hamster als „anterior cochleocanalicular center" beschrieben. Im Verlaufe der nächsten Entwicklungstage treten dann hauptsächlich im Gebiet der Bogengänge neue Zentren auf, die dem Neugeborenen noch fehlen. Sämtliche Gehörknöchelchen weisen erste Ossifikationszentren auf. Die Lamina des Hammers ist zum Teil verkalkt, am Übergang zum Goniale jedoch deutlich perichondral verknöchert. Je ein erstes Verkalkungszentrum ist im Processus longum am Incus und im Crus posterius des Stapes sichtbar. Vom Hyoidbogen sind das Basihyale und das Stylohyale verknöchert.

2. Diskussion: Vergleich mit extremen und typischen Nesthockern

Die in anderem Zusammenhang festgestellte unterschiedliche Geburtsreife wird durch die Überprüfung der Schädelossifikation voll bestätigt. Im Geburtsmoment besitzt die Hausspitzmaus im Cranium 10 Knochenzentren mehr als die Wald- und die Wasserspitzmaus. Eine genaue Wertung ergibt sich jedoch erst aus dem Vergleich mit den als typisch bekannten Nesthockerformen. Als Beispiele greife ich drei Vertreter heraus, die als Labortiere am genausten untersucht worden sind und deshalb immer wieder als Musterbeispiele herangezogen werden: der Goldhamster (*Mesocricetus auratus*), die weisse Laborratte (*Rattus norvegicus*) und die weisse Labormaus (*Mus musculus*). Ein Vergleich (Tab. 10) zeigt, dass diese drei Vertreter in ihrer Geburtsreife nicht genau übereinstimmen, aber doch recht nahe beieinander liegen. Dem Hamster fehlen im Geburtsmoment

noch drei, der Ratte noch zwei Zentren, um den Entwicklungsgrad der neonaten Maus zu erreichen. Der Vergleich der Extremitätenossifikation führt zur gleichen Wertung: dem Hamster fehlen bei der Geburt alle Tarsalia, die Ratte besitzt ein Zentrum im Calcaneus (das oft erst einige Stunden nach der Geburt auftritt), die Maus noch zusätzlich eines im Talus.

TABELLE 10

Erstes Auftreten der Knochenkerne bzw. Ossifikationszustand im Geburtsmoment bei Sorex, Crocidura, Didelphis (NESSLINGER, *1956*), Mesocricetus (BEYERLEIN *u.a., 1951*), Rattus (SRONG, *1925*) *und* Mus (JOHNSON, *1933*). *Die Zeitangaben in OT oder (PT) sind auf halbe Tage auf- oder abgerundet.* + *bei Geburt vorhanden,* — *bei Geburt fehlend*

	Crocidura	*Mus*	*Rattus*	*Mesocricetus*	*Sorex*	*Didelphis*
Dentale	+	+15½	+17	+12	+	+
Maxillare	+	+15½	+17	+12	+	+
Frontale	+	+15½	+17	+13	+	+
Palatinum	+	+15½	+17½	+13	+	+
Exoccipitale	+	+15½	+17½	+13	+	+
Squamosum	+	+15½	+17½	+13	+	—(3)
Vomer	+	+15½	+17½	+13	+	—(3)
Parietale	+	+15½	+17½	+13	+	—(3)
Jugale	+	+15½	+18	+14	+	—(1)
Basisphenoid	+	+15½	+18½	+13	+	—(8)
Pterygoid	+	+15½	+17½	+14	+	+
Tympanicum	+	+16	+18½	+15	+	+
Nasale	+	+17	+18	+14	+	+
Lacrimale	+	+17	+18	+15	+	+
Goniale	+	+?	+?	+15	+	—(1)
Supraoccipitale	+	+17½	+19½	+14	+	—(8)
Alisphenoid	+	+15½	+19½	+13	—	—(8)
Praesphenoid	+	+18½	+19½	+15	—	—(8)
Orbitosphenoid	+	+18½	+23	+15	—	—(28-35)
Perioticum	+	+17	+19½	—(2)	—	—(28)
Ethmoid	+	+20	—	—(6)	—	—(7-14)
Ethmoturbinalia	+	—	—	—	—	—?
Malleus	+	+20	—	—(3)	—	—(35-42)
Incus	+	—	—	—(2)	—	—(35-42)
Stapes	+	—	—	—(5)	—	—(35-42)
Oss. acc. mallei	+	—	—	—(2)	—	—?

Eine Gegenüberstellung dieser klassischen Nesthockerformen und unserer Untersuchungsobjekte zeigt, dass *Crocidura*, die bezüglich der Extremitätenossifikation genau mit *Mus* übereinstimmt, bei der Geburt etwas reifer ist als diese, da sie über vier zusätzliche craniale Ossifikationszentren verfügt. Andererseits liegt *Sorex* gegenüber *Mesocricetus* deutlich um zwei Zentren im Rückstand (ein selbständiges Praesphenoid wird bei den Soriciden nicht ausgebildet). Dieser

wenig entwickelte Zustand ist bereits bei der Untersuchung zur Extremitätenentwicklung aufgefallen. Ein Vergleich mit den extremsten Nesthockern, die durch die Proto- und Metatherien repräsentiert werden, drängt sich daher auf. Da die letztgenannte Gruppe den Eutherien bedeutend näher steht, soll als Vergleichsobjekt ein Vertreter der Beuteltiere herangezogen werden. Der Geburtszustand der *Marsupialia* ist recht einheitlich; als Beispiel lässt sich das Opossum herausgreifen, weil dessen Ossifikationsmodus von NESSLINGER (1956) mit der Alizarinrotmethode untersucht worden ist. Ein direkter Vergleich mit meinen Ergebnissen ist deshalb möglich.

Der Entwicklungsunterschied von *Sorex* gegenüber *Didelphis* kann der Tabelle 10 entnommen werden, er beträgt im Kopf acht Zentren. Dieser Unterschied ist zahlenmässig recht massiv, grösser jedenfalls als der Unterschied zwischen *Sorex* und *Mesocricetus*. Im Gegensatz dazu stimmt die Ossifikationsreife der Vorderextremitäten bei beiden Arten überein. Die Hinterextremitäten sind für den Vergleich deshalb nicht geeignet, weil sie bei *Didelphis* nach MÜLLER (1967) stark retardiert sind.

Die Zahl der fehlenden oder vorhandenen Zentren darf jedoch nicht als Mass für den Entwicklungsunterschied verwendet werden. Einerseits können ja in einem kleinen Zeitintervall eine grosse Anzahl Knochenzentren synchron auftreten, andererseits ist es möglich, dass chronologisch nacheinander auftretende Zentren zeitlich weit auseinander liegen. Damit dieser Zeitfaktor mit einbezogen werden kann, muss der Geburtszustand von *Didelphis* und *Sorex* mit dem Ossifikationsgeschehen einer Art verglichen werden, deren Entwicklungszeiten genau bekannt sind. Als Vergleichsmassstab soll zunächst wieder die Labormaus dienen. JOHNSON (1933) hat eine Serie von Embryonen untersucht, die in 12-Stundenintervallen fixiert worden waren. Wählt man nun die entsprechenden Embryonalstadien aus, die dem neugeborenen Opossum und der Waldspitzmaus entsprechen, so erhält man vergleichbare Entwicklungszeiten, die allerdings in „Mäusetagen" ausgedrückt sind. Der Stadienvergleich lässt sich wegen der Heterochronien nur approximativ durchführen. Offenbar treten Squamosum, Vomer, Jugale, Parietale und Pterygoid bei *Didelphis* etwas retardiert auf, d.h. am 1. bis 3. PT. Dies kann jedoch sicher vernachlässigt werden, da in der stark gedehnten Postnatalzeit (die Gehörknöchelchen ossifizieren erst nach 40 Tagen) diese 3 Tage eine geringfügige Heterochronie darstellen. Eine etwas stärkere Verzögerung erfährt auch das Basisphenoid, das aber auch als ein bei den Eutherien akzeleriertes Element aufgefasst werden könnte.

Die Abbildung 42 zeigt diese zeitlichen Korrelationen. Das hypothetische Vergleichsstadium zum Geburtsmoment von *Didelphis* wird von der Maus nach 17 Tagen erreicht, die Geburtsreife von *Sorex* bereits nach 17½ Tagen, 2½ Tage vor dem eigenen Geburtstermin. Der Vergleich mit der Rattenentwicklung zeigt ähnliche Proportionen. Die Hamsterentwicklung eignet sich für diesen Vergleich

weniger, da die ganze Entwicklung sehr schnell abläuft. Günstiger lässt sich ein Vergleich mit der Entwicklungsgeschwindigkeit von *Didelphis* durchführen, weil diese sehr stark gedehnt verläuft. Das Opossum erreicht den Geburtszustand der Waldspitzmaus ca. am 8. PT, denjenigen des Hamsters, der Ratte und der Maus erst nach 28—35 Tagen. MÜLLER (1967) korrelierte den neugeborenen Goldhamster mit dem 30. *Didelphis*-Tag. Das der geburtsreifen Hausspitzmaus entsprechende Stadium wird durch das Opossum ca. am 42. PT erreicht.

Nach der Anzahl der bei der Geburt vorhandenen Ossifikationszentren konnte die Geburtsreife von *Sorex* und *Neomys* zwischen jene von *Didelphis*

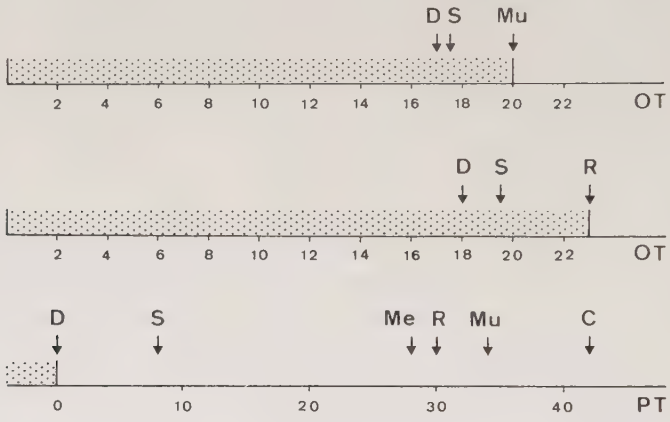


ABB. 42.

Relative Entwicklungszeiten: Im Zeitpunkt ↓ wird das der Geburtsreife entsprechende Stadium durchlaufen. Die Entwicklungszeiten beziehen sich auf die Art, deren Geburt am Ende der punktierten Embryonalzeit liegt. D *Didelphis*, C *Crocidura*, Me *Mesocricetus*, Mu *Mus*, R *Rattus*, S *Sorex*.

und *Mesocricetus* eingeordnet werden. Auf Grund der zeitlichen Korrelationen ist nun eine viel präzisere Aussage möglich: Die Geburtsreife von *Sorex* und *Neomys* liegt dem Geburtszustand der Marsupialier wesentlich näher als demjenigen der zur Zeit bekannten Eutheriennesthocker. Damit ist für die Eutherien erstmals eine Geburtssituation nachgewiesen, die bisher als hypothetische Situation für die Vorfahren bereits mehrfach gefordert worden ist. MÜLLER (1968*a*) postulierte auf Grund ontogenetischer Studien eine ursprüngliche Geburtsreife für Eutherienvorfahren, die in wesentlichen Merkmalen (z.B. Ausbildungsgrad der Kiefergelenke) mit unseren extremen Formen übereinstimmt.

Im Gegensatz zu diesen primitiven Formen ist die Hausspitzmaus durch eine fortgeschrittene Geburtsreife gekennzeichnet, die sogar diejenige der Labormaus übertrifft. Erste Anzeichen einer Ossifikation im Incus und Stapes, dazu enchondrale Ossifikationszentren im Ethmoturbinale und der Crista semicircularis

sind deutliche Beweise für diesen hinausgeschobenen Geburtsmoment. Ein Vergleich mit einer naheverwandten Gattung zeigt, dass *Crocidura* trotz dieser progressiven Tendenzen durchaus dem bekannten Nesthockertypus angehört. *Suncus etruscus* ist durch noch fehlende Zentren im Incus, Stapes und Lamina cribrosa gekennzeichnet. Über diese Zwischenform schliesst sich *Crocidura* direkt der typischen Nesthockergruppe von *Mesocricetus*, *Rattus* und *Mus* an.

Die Tatsache, dass auch unter den rezenten *Placentalia* extreme Nesthocker zu finden sind, deren Geburtsreife wesentlich näher bei derjenigen der *Marsupialia* als der als typisch bekannten Eutheria-Nesthocker liegt, verlangt eine Überprüfung der bisher angewandten Begriffe. Die früher werwendeten Bezeichnungen „extreme Nesthocker" für die Geburtssituation der *Marsupialia* und „Nesthocker" oder „Eutheria-Nesthocker" für alle nesthockenden Vertreter der *Placentalia* werden der tatsächlichen Situation nicht gerecht. Ich schlage deshalb vor, die Vertreter vom extremen Geburtstypus als primitive Nesthocker, diejenigen mit der bereits wesentlich verbesserten Geburtssituation vom Gepräge der Muriden als evoluierte Nesthocker zu bezeichnen. Diese Begriffe haben den Vorteil, dass sie auch eine phylogenetische Wertung enthalten. Die Definition muss vorerst auf den wenigen Kriterien basieren, die genügend untersucht worden sind. Die Ossifikationskriterien beziehen sich auf die Kalkfärbung durch Alizarinrot oder die Röntgenmethode.

Primitive Nesthocker:

1. Extremitätenossifikation gekennzeichnet durch das Fehlen der Metacarpalia und Metatarsalia, Grund-und Mittelphalangen;
2. Kopfossifikation gekennzeichnet durch das Fehlen des Alisphenoids und Orbitosphenoids;
3. Sekundäres Kiefergelenk gekennzeichnet durch das Fehlen einer Gelenkspalte.

Evoluierte Nesthocker:

1. Metacarpalia und Metatarsalia verkalkt oder verknöchert;
2. Zentren von Alisphenoid und Orbitosphenoid sind vorhanden;
3. Sekundäres Kiefergelenk gekennzeichnet durch doppelte Gelenkspalte.

Ob diese Einteilung in primitive und evoluierte Nesthocker gerechtfertigt ist, soll durch eine Überprüfung der Eutheria-Nesthockerzustände abgeklärt werden. Nur wenn keine Übergangsformen gefunden werden können, die in ihrer Reife zwischen *Sorex* und *Mesocricetus* stehen, hat diese Klassifizierung eine Berechtigung.

3. Beziehung zwischen Ontogenesemodus und Soricidensystematik

Es stellt sich nun zwangsläufig die Frage, ob diese sehr charakteristischen Unterschiede zwischen *Sorex* und *Crocidura* zufällige artspezifische Merkmale sind oder ob ihnen eine höhere, systematische Wertigkeit zukommt. BENAZZI (1933) hat zwar auf die Einheitlichkeit des Geburtszustandes innerhalb engerer systematischer Einheiten hingewiesen, doch sind seither immer wieder Ausnahmen entdeckt worden. Unter den allgemein nesthockenden Muriden sei hier nur auf *Accomys*, *Sigmodon* und *Otomys* verwiesen (DIETERLEN, 1963, 1968), die bereits den Nestflüchterzustand erreicht haben.

Eine Überprüfung der vorhandenen Literatur zeigt, dass ausführliche Berichte über den Geburtszustand der Soriciden fehlen. Kleine Hinweise genügen jedoch oft, um die betreffende Art dem einen oder andern Ontogenesemodus zuzuordnen. Ausser dem Geburtszustand vermitteln Angaben über die Tragzeit und den Zeitpunkt der Lidöffnung entscheidende Anhaltspunkte zur Beurteilung. Letztgenanntes Merkmal wurde bereits früher in der Tabelle 4 zusammengestellt. Dieser ist zu entnehmen, dass 4 *Crocidura*-Arten und 2 *Suncus*-Arten die Augen 7—15 Tage nach der Geburt öffnen und deshalb sicher dem evoluierten Nesthockertypus zuzuordnen sind. Alle untersuchten Vertreter der Gattungen *Sorex*, *Neomys* und *Blarina* benötigen dazu 18—23 Tage und erweisen sich dadurch eindeutig als primitive Nesthocker. Eine fragliche Stellung nimmt nur *Cryptotis* ein, deren Augen sich bereits im Alter von 14 Tagen öffnen, die jedoch nach CONAWAY (1958) eine Tragzeit von 21—23 Tagen aufweist. HAMILTON (1944) verdanken wir glücklicherweise die Aufnahme einer neugeborenen *Cryptotis* und eines Durchsichtspräpartes desselben Stadiums. Leider fehlt dazu jeglicher Kommentar. Da sich die Knochenelemente des Kopfes nicht abgrenzen lassen und auch die Handossifikation nicht eindeutig zu erkennen ist, können die entscheidenden Kriterien nicht beurteilt werden. Der gesamte Aspekt ist jedoch mit jenem von *Sorex* so übereinstimmend, dass mit Sicherheit auf eine gleiche Geburtssituation geschlossen werden darf.

Die Verteilung der typischen Geburtszustände unter den Soriciden scheint nach diesen Ergebnissen keine zufällige. Die durch primitive Nesthocker gekennzeichneten Gattungen *Sorex*, *Neomys*, *Blarina* und *Cryptotis* sind alles Vertreter der Unterfamilie der *Soricinae*. Alle Gattungen, die bei der Geburt einen evoluierten Nesthockerzustand aufweisen, *Crocidura* und *Suncus*, gehören zur Unterfamilie der *Crocidurinae*. Ob diese Korrelation auch für die nichtuntersuchten Gattungen zutrifft, kann natürlich nicht mit Sicherheit bejaht werden. Immerhin liegt die Vermutung nahe, dass eine solche Übereinstimmung vorliegen könnte. Eine Kontrolle dieser Fakten bei anderen Gattungen ist besonders deshalb erwünscht, weil sich hier eine Möglichkeit abzeichnet, die noch heute umstrittene systematische Gliederung der Soriciden neu zu überprüfen.

Die Gliederung der Soriciden erfolgte zuerst durch MILNE-EDWARDS (1868-1874) auf Grund der unterschiedlichen Zahnfärbung, was zur Unterscheidung der *Soricinae* und *Crocidurinae* führte (der Spezialfall der *Scutisoricinae* soll hier nicht berücksichtigt werden). Dieses Kriterium wurde von verschiedenen Palaeontologen wie auch von Taxonomen für allzu leicht befunden, um eine Gliederung in Unterfamilien zu rechtfertigen. So schreibt beispielsweise HIBBARD (1950): „As it appears that tooth color alone can no longer be considered an important character by which the shrews may be divided into subfamilies, it is proposed that the subfamily *Crocidurinae* be united with the subfamily *Soricinae*." Auch ELLERMAN und MORRISON-SCOTT (1951) sind dieser Ansicht: „This division into subfamilies, which is adopted by many authors, seems to be based chiefly on the *Soricinae* having the teeth pigmented at the tips, and the *Crocidurinae* having the teeth entirely white. Other authors, e.g. Allen, Miller and Bobrinskii, do not recognize these subfamilies and we concur with them, especially in view of the variability in the extent, or even the entire absence, of the pigmentation of the teeth in the *Soricinae*."

Im systematischen Teil des Traité de Zoologie vertreten HEIM DE BALSAC und BOURLIÈRE (1955) eine ähnliche skeptische Haltung.

Sollten die in der vorliegenden Untersuchung gefundenen Unterschiede auch für die nichtuntersuchten Gattungen zutreffen, so wäre durch den Entwicklungsmodus (Geburtsreife, Tragzeit, Zeitpunkt des Augenöffnens usw.) ein weiteres Kriterium für die systematische Zuordnung gefunden, die eine Unterteilung in *Soricinae* und *Crocidurinae* rechtfertigt. Allerdings sind diese Ontogenesemerkmale für den Palaeontologen unbrauchbar, doch soll ja nur gezeigt werden, dass neben den Merkmalen der Zahnfärbung und einigen morphologischen Unterschieden im Zahnbau (SABAN, 1958) und im Kieferbau (REPENNING, 1967) sich diese Unterfamilien auch durch andere Merkmale scharf unterscheiden.

4. Überprüfung der Eutheria-Geburtszustände auf primitive Nesthocker

Nachdem für gewisse Soriciden eine primitive Geburtssituation gezeigt werden konnte, die bisher bei Eutherien nicht beobachtet worden ist, muss nun die Frage abgeklärt werden, ob nicht auch andere Vertreter der Eutherien diese ursprüngliche Nesthockerreife aufweisen. Verschiedene Beschreibungen, die bereits Hinweise auf eine Ähnlichkeit mit Beutlerjungen enthalten, lassen eine solche Möglichkeit durchaus offen. Insbesondere sind die Geburtszustände vieler Insektivoren so mangelhaft bekannt, dass eine Überprüfung dieser Gruppen besonders wichtig erscheint. Die Kontrolle soll nur unserem Problem gelten, auf eine Beschreibung des Geburtszustandes evoluierter Vertreter muss im Rahmen dieser Arbeit verzichtet werden.

Talpidae

Mit den Spitzmäusen zusammen bilden die Maulwürfe die Überfamilie der *Soricoidea*. Da sämtliche Vertreter in der Gefangenschaft schwer zu halten sind, fehlen Untersuchungen zur Jugendentwicklung, die eine genaue Beurteilung erlauben würden. Immerhin liegt über *Talpa europaea* ein Beitrag von PARKER (1885) vor, der sich mit der Kopfentwicklung befasst. Zwei der untersuchten Stadien sind besonders wichtig. Das „Stadium 8" mit 41 mm Körperlänge, von PARKER als reifer Embryo bezeichnet und das „Stadium 9" von 45 mm Körperlänge, das auf ein Postnatalalter von 4—5 Tagen geschätzt worden ist. Da die Geburtsgrösse nach ADAMS (1909, zit. bei MOOR, 1933) 42—44 mm beträgt, dürfte dieses letzte Stadium etwas jünger sein, um so mehr als nach ADAMS ein Junges am 5. Tag 62 mm mass.

Für die Beurteilung ist die Ersatzossifikation von entscheidender Bedeutung. Das Stadium 8 weist folgende Vernöcherungszentren im Chondrocranium auf: Basi-, Ex- und Supraoccipitalia, Basisphenoid und Orbitosphenoid. Weitere Zentren fehlen! Diese Ossifikationsfolge ist erstaunlich, denn üblicherweise verknöchert das Alisphenoid vor dem Orbitosphenoid. Das Stadium 9 ist dem vorangehenden sehr ähnlich, das Alisphenoid ist hier postnatal immer noch nicht verknöchert. Dafür ist ein neues, ausgedehntes Zentrum, das sogenannte „Prootic" in der Gehörregion aufgetreten. Das Erscheinen dieses neuen Elementes ist, verglichen mit dem übrigen Zustand, völlig überraschend, da dasselbe Zentrum bei *Crocidura* (es wurde von PARKER bei *Sorex* ebenfalls als „Prootic" bezeichnet) als eines der letzten in der Gehörregion erst am 5. PT auftritt!

Diese wenigen Anhaltspunkte zeigen, dass bei *Talpa* beträchtliche Heterochronien auftreten, die eine Beurteilung ohne Neuüberprüfung der Fakten verunmöglichen. Wenn die pränatale Ossifikation des Orbitosphenoids als elementspezifische Akzeleration aufgefasst wird, liesse sich *Talpa* noch dem primitiven Nesthockertypus zuordnen, da das Alisphenoid im Geburtsmoment sicher noch nicht verknöchert ist. Die Annahme einer Retardation im Alisphenoid hätte zur Folge, dass *Talpa* als evoluierter Nesthocker angesehen werden müsste.

MOOR (1933) versuchte mit Hilfe von fixiertem Museumsmaterial und allen erreichbaren Literaturangaben die Jugendentwicklung von *Talpa* zu rekonstruieren. Einzelne Punkte der Befunde erinnern so stark an die Jugendentwicklung von *Sorex* und *Neomys*, dass auch aus dieser Sicht die Möglichkeit einer primitiven Geburtssituation nicht ausgeschlossen werden kann. Bei einem durch ADAMS im Freiland kontrollierten Wurf öffneten sich die Ohren mit 17 Tagen, die Augen mit 21 bis 22 Tagen bei einer Körperlänge von 118 mm. MOOR fand bei Tieren von 118 mm und 141 mm Länge, dass deren Zähne noch nicht durchgebrochen waren. Bei anderen Exemplaren von 115 mm, 120 mm und 128 mm war erst ein Teil der Zahnspitzen sichtbar. Diese Stadien, die nahezu Adultgrösse erreicht hatten, bezeichnete MOOR als „riesenhafte Säuglinge", ein Ausdruck der ebenso

gut für Wald- und Wasserspitzmäuse, welche kurz vor dem Zahndurchbruch stehen, zutrifft.

Vieles spricht dafür, das *Talpa* möglicherweise ebenfalls ein primitiver Nesthocker ist. Dies wäre wegen der nahen systematischen Verwandtschaft mit den Soriciden durchaus denkbar. Eine definitive Zuordnung werden jedoch erst neue Untersuchungen erlauben.

Tenrecoidea

Nach der Einteilung von SABAN (1954) wird die Überfamilie der *Tenrecoidea* in die Unterordnung der *Soricomorpha* gestellt. Besonders die Familie der *Tenrecidae* gilt in manchen Belangen als besonders ursprünglich, was sich beispielsweise auch in den Hirnindices ausdrückt (STEPHAN, 1967). Ein weiteres Zeichen dafür ist die besonders grosse Jungenzahl; BLUNTSCHLI (1937) hat bei einem Centetes-Weibchen 32 weitentwickelte Foeten vorgefunden. Trotzdem sind die Neonaten vom evoluierten Nesthockertypus. Aus eigener Anschauung ist mir *Echinops telfairi* bekannt. Die Geburtsreife dieser Art übertrifft gar diejenige der Hausspitzmaus. Nach den Erfahrungen von OESCHGER (pers. Mitteilung) sind die Jungen schon wenige Tage nach der Geburt fähig, selbständig zu fressen.

Für *Setifer setosus* liegen wiederum Angaben von ROUX (1947) vor. Der älteste von ihm untersuchte Embryo hatte eine Länge von 47,4 mm. Bei diesem Stadium ist das Alisphenoid durch perichondrale Verknöcherung bereits kontinulierlich mit dem Basisphenoid verbunden. Das Orbitsophenoid ist ebenfalls verknöchert, und die Zentren in der Gehörkapsel sowie in der Lamina cribrosa zeigen an, dass bereits dieser Embryo die typische Geburtssituation des evoluierten Nesthockers erreicht hat.

Unter den *Tenrecoidea* weisen die *Solenodontidae* viele progressive Merkmale auf. Gesteigerte Körpergrösse, reduzierte Jungenzahl und relativ hoher Cerebralisationsgrad können in diesem Zusammenhang angeführt werden. Beobachtungen von THUMB über ein Junges von *Solenodon paradoxus* sind durch MOOR (1936) mitgeteilt worden. Das betreffende Jungtier wurde auf ein Alter von 3 Tagen geschätzt. Sein Gewicht betrug 131 g. Die beigefügte Photographie zeigt, dass dieses Junge bereits den Bauch von der Unterlage abheben konnte. Gewicht, Grannenhaare und die festgestellte Motilität beweisen, dass es sich bei dieser Art um einen evoluierten Nesthocker handelt.

Chrysochloroidea

Auch für diese Gruppe, die systematisch zu den *Soricomorpha* gestellt wird, bietet die Arbeit von ROUX (1947) den sicheren Beweis, dass sie keine primitiven Nesthocker sind. Der älteste, untersuchte Embryo von *Eremitalpa granti* mass 45 mm. Ausgedehnte Ossifikationszentren im Ali -und Orbitosphenoid, sowie in

der Ohrkapsel und den *Turbinalia* zeigen, dass bereits dieser Embryo das Geburtsstadium des evoluierten Nesthockers erreicht hat.

Erinaceomorpha

Neonate Igel (*Erinaceus europaeus*) weisen einen den Hausspitzmäusen entsprechenden Ossifikationsgrad auf, was sie eindeutig als evoluierte Nesthocker charakterisiert.

Macroscelididoidea

Die in ihrer systematischen Stellung umstrittenen *Macroscelididae* weisen, was die Geburtsreife betrifft, einen für Insektivoren einmaligen Geburtszustand auf: Alle bisher untersuchten Vertreter sind Nestflüchter. HOESCH (1959) beschrieb beispielsweise die Jugendentwicklung von *Elephantulus intufi alexandri*. Die Neonaten hatten bei der Geburt offene Augen und waren voll behaart.

Tupaioidea

Die systematische Zuordnung der Tupaiiden ist ebenfalls umstritten; die einen Autoren stellen sie noch zu den Insektivoren, die andern gliedern sie bereits den Primaten an. MARTIN (1968) hat mit seiner umfassenden Untersuchung zur Fortpflanzungsbiologie von *Tupaia belangeri* das ganze Problem neu aufgerollt und auf einige Besonderheiten hingewiesen, die möglicherweise darauf hindeuten, dass diese Gruppe sich ganz besonders früh von den übrigen Eutherien abgetrennt habe. Die Jungen sind jedoch eindeutig evoluierte Nesthocker. Dafür spricht u.a. das Geburtsgewicht von 10 g sowie das Verhältnis von Tragzeit (45 Tage) zu postnataler Lidöffnung, die nach 19—23 Tagen erfolgt.

Rodentia

Eine umfangreiche Zusammenstellung wichtiger Ontogenesedaten dieser heterogenen Gruppe (unter besonderer Berücksichtigung der Tragzeit und des Termins des Augenöffnens) hat DIETERLEN (1963) veröffentlicht. Alle Fakten weisen darauf hin, dass sämtliche Nesthocker unter den Nagern dem evoluierten Typus angehören. Die *Sciuromorpha*, die von DIETERLEN als extreme Nesthocker bezeichnet worden sind, machen hierin keine Ausnahme. Die Verwendung des Begriffes „extreme Nesthocker" soll hier lediglich die Tatsache verdeutlichen, dass viele Vertreter dieser Gruppe, z.B. auch die Eichhörnchen, wegen ihrer langsamen Entwicklungsgeschwindigkeit eine sehr lange Nestlingszeit aufweisen.

Dermoptera

Die Beschreibung, die SCHULZ-WESTRUM (1969) gibt, scheint auf eine primitive Geburtssituation hinzudeuten: „Es wird in noch halb keimlinghaftem Zustand

geboren, fast so unterentwickelt wie junge Beuteltiere". Wahrscheinlich geht diese Angabe auf zur Strassen (1912) zurück, der Wallace wie folgt zitiert: „ ... einmal schoss ich ein Weibchen mit einem sehr kleinen, zarten, nackten, gerunzelten und blinden Wesen, das an seiner Brust hing und an junge Beuteltiere erinnerte." Diese Aussage lässt natürlich keine Schlüsse zu. Wiederum vermag eine Arbeit zur Schädelmorphologie die Situation zu klären. Parker (1885) beschrieb einen Embryo von *Cynocephalus (Galeopithecus) volans*, der ihm einen sichtlich reifen Eindruck machte und eine Länge von ca. 14 cm aufwies. Das Ali- und Orbitosphenoid ist bei diesem Stadium verknöchert, ebenso bereits die Gehörknöchelchen, ein sicheres Zeichen, dass die *Dermoptera* eine evoluierte Geburtssituation aufweisen.

Carnivora

Die Raubtiere zeigen sämtliche Übergänge vom evoluierten Nesthocker bis zum ausgesprochenen Nestflüchter. An der Basis stehen wahrscheinlich die Musteliden, denn neonate Hermeline (*Mustela erminea*) scheinen neugeborenen Mäusen bezüglich Integument und Motilität recht ähnlich zu sein (H. Müller, 1970). Die meisten Carnivoren liegen jedoch im Übergangsfeld zu den Nestflüchtern und sind charakterisiert durch einen nur kurzfristigen postnatalen Augenverschluss und einen kurzhaarigen Pelz.

Ein besonderes Problem bieten die rangmässig höchststehenden Carnivoren, die Bären. Sie bilden die berühmte Ausnahme von der Präzedenzregel der Ontogenesetypen, denn auf Grund ihrer hohen Cerebralisation müssten sie unter den Raubtieren den reifsten Geburtszustand aufweisen. Sie sind jedoch unter den Eutherien bei der Geburt durch den höchsten Hirnvermehrungsfaktor ausgezeichnet, der nach Portmann (1962) und Wirz (1954) als Gradmesser für die Geburtsreife herangezogen werden darf. Demnach muss, so schliesst Wirz, der Bär den primitivsten Geburtszustand unter den Eutherien aufweisen. Werden zur Bestimmung der Geburtsreife Ossifikationskriterien angewendet, ergibt sich eine andere Klassifizierung. Petri (1935) publizierte Röntgenaufnahmen eines 6 Tage alten Eisbären (*Thalarctos maritimus*) und bemerkte dazu, dass alle vorhandenen Zentren mit Sicherheit bereits im Geburtsmoment ausgebildet waren. Vom Handskelett sind alle Metacarpalia und Phalangendiaphysen ossifiziert, vom Fussskelett die Metatarsalia, die Phalangendiaphysen und der Calcaneus. Für den Braunbären (*Ursus arctos*) haben Stefaniak und Landowska-Plazewska (1969) dieselbe Situation gefunden. Diese Befunde zeigen eindeutig, dass die Bären dem evoluierten Nesthockertypus angehören. Die Vermutung, dass der Vermehrungsfaktor nicht allein vom Entwicklungsgrad, sondern auch vom Cerebralisationsgrad der Adultform abhängig ist, zeigt sich im Spezialfall des Bären deutlich. Im Geburtszeitpunkt ist sein Stammhirn auf einer ähnlichen Entwicklungsstufe wie beim neugeborenen Hund, die Hemisphären sind dagegen

viel weniger weit entwickelt (PORTMANN, im Druck). Das phylogenetische junge Neopallium wird offenbar auch ontogenetisch spät ausgebildet. Bei einer hochcerebralisierten Form mit Nesthockerjungen muss diese Situation zwangsläufig zu einem extremen Vermehrungsfaktor führen. Eine befriedigende Deutung für die Ausnahmesituation des Bären als hochcerebralisierten Nesthocker ist jedoch auch hier nicht möglich.

DISKUSSION

Die knappe Übersicht über die Geburtszustände der Eutherien zeigt, dass ausserhalb der Insektivoren keine primitiven Nesthocker bekannt sind und kaum mehr erwartet werden können. Auch unter den Insektenfressern haben fast alle Vertreter den evoluierten Nesthockerzustand erreicht, neben einigen Soriciden weisen höchstens noch die nächsten Verwandten, die *Talpidae*, primitive Geburtszustände auf. In phylogenetischer Hinsicht darf man daraus schliessen, dass sich die Überfamilie der *Soricoidea* zu einem Zeitpunkt vom Insektivorengrundstock abspaltete, als der evoluierte Nesthockerzustand bei diesen Formen noch nicht erreicht war. Wenn der Geburtzustand des primitiven Nesthockers jedoch für die ursprünglichen Insektivoren typisch war, muss er auch den Vorfahren der übrigen Eutherien eigen gewesen sein. Die Geburtszustände stimmten demnach bei den damaligen Eutherien und Metatherien überein. Im Unterschied zu diesen hatten jene jedoch bereits den günstigeren Placentationsmodus erreicht, der vermutlich die wichtigste Voraussetzung für den Schritt zum evoluierten Nesthocker darstellte. Wann im Einzelfall dieser Schritt vollzogen wurde, kann nicht ausgesagt werden, da die Wurzeln der Eutherienordnungen palaeontologisch nur mangelhaft belegt sind und fossile Überreste kaum Aussagen über den Ontogenesemodus vermitteln. Es ist jedoch sicher, dass dieser Evolutionsschritt mehrmals unabhängig stattgefunden hat und bereits auf dem „Insektivorenniveau" realisiert worden ist.

Die Soriciden bilden für diesen Vorgang, der in seinen einzelnen Teilen keineswegs bekannt ist, einen möglichen Modellfall. Es darf wohl angenommen werden, dass der evoluierte Geburtszustand oder zumindest eine Potenz dazu bereits bei den frühesten Formen der *Crocidurinae* manifestiert war. Möglicherweise führte sogar diese Errungenschaft zur eigenständigen Entwicklung und stetig grösseren Differenz gegenüber den *Soricinae*. Unter der Voraussetzung, dass *Crocidosorex* mit ihrem intermediären Charakter der Basis der *Crocidurinae* nahe steht, müsste der Umschwung im Oligocaen stattgefunden haben.

Des weitern stellt sich nun auch die Frage nach den Voraussetzungen, die den ersten Evolutionsschritt zum evoluierten Nesthocker ermöglichten. Die Tatsache, dass dieser Schritt mit wenigen Ausnahmen allen rezenten Eutherien geglückt ist, könnte ein Zeichen dafür sein, dass diese Phase der Entwicklung

mit einem beträchtlichen Selektionswert verbunden war. Die Familie der Soriciden bietet vielleicht die einmalige Möglichkeit, die Änderung der Wechselwirkung zu studieren, die mit dieser ersten Phase verbunden sind. Allerdings darf dabei nicht unberücksichtigt bleiben, dass der Ontogenesemodus der *Socricinae* nicht mehr der reinen archaischen Form entspricht. Die Unterschiede gegenüber den Metatherien deuten an, dass die Rotzahnspitzmäuse bereits auf dem Weg sind, ihre Geburtssituation ebenfalls zu verbessern.

Zusammenfassung

Diese Studie analysiert die Nesthockerontogenese einer archaischen Eutherien-Gruppe unter Berücksichtigung der Korrelation zwischen Entwicklungsgeschwindigkeit, Tragzeit und Geburtsreife. Als Untersuchungsobjekt wurden 3 Vertreter der *Soricidae* gewählt: *Crocidura russula* (Hausspitzmaus), *Sorex araneus* (Waldspitzmaus) und *Neomys fodiens* (Wasserspitzmaus). Die unterschiedliche Dauer ihrer Tragzeit — sie beträgt bei *Crocidura* 30, bei *Sorex* und bei *Neomys* nur 20 Tage (Vogel, 1972) — bot Gelegenheit zum Studium der damit verbundenen phylogenetischen Probleme.

Eine exakte Beschreibung der Jugendentwicklung soll ermöglichen, Material unbekannten Alters auf ± 1 Tag genau zu datieren. Der Vergleich der Geburtsstadien zeigt, dass *Crocidura*, die durch die längere Tragzeit gekennzeichnet ist, in wesentlich reiferem Zustand geboren wird.

Zur Analyse der Entwicklungsgeschwindigkeit wurde das zeitliche Auftreten auffälliger Ontogenesemerkmale bestimmt. Dabei wird das absolute Alter in Ontogenesetagen (OT) angegeben, das Alter bezüglich der Geburt in Postembryonaltagen (PT). Besondere Beachtung verdienen die transitorischen Verschlüsse, da sie wichtige Aussagen über den Ontogenesemodus zulassen. Die Lippenverwachsung, die als elastische Membran die Lippenränder verbindet, ist bei den Soriciden in einer für Eutherien einmaliger Weise ausgebildet. Bei *Crocidura* wird sie am 6., bei *Sorex* und *Neomys* erst am 11. oder 12. PT gelöst. Sie wird für diese Arten als Saughilfe gedeutet. Die sekundäre Finger- und Zehenverwachsung wird bei *Crocidura* am 38. OT (= 8. PT), bei *Sorex* am 37. OT (= 17. PT) und bei *Neomys* am 39. OT (= 19. PT) gelöst. Eine Korrelation zu einem bestimmten Ossifikationsgrad oder zur Ausbildung des Integumentes liegt nicht vor. Der Verschluss des Meatus accusticus externus, an welchem zwei Hautfalten der Scapha beteiligt sind, wird bei allen Arten um den 38.—39. OT gelöst; der Augenverschluss wird um den 40. OT gelöst. Die synchrone Lösung dieser Verschlüsse deutet auf eine übereinstimmende Entwicklungsgeschwindigkeit bei diesen Arten hin. Die Selbständigkeit wird von *Sorex* am 46., von *Crocidura*

am 47. und von *Neomys* am 48. OT erreicht, unmittelbar nach dem vollständigen Zahndurchbruch.

Neben diesen synchronen Vorgängen sind bedeutende Heterochronien festzustellen, die sicher auf die unterschiedliche Tragzeit zurückzuführen sind. Beispielsweise passt sich der Haardurchbruch sehr stark der Geburtssituation an, einzig die Schnurrhaare, die bei *Neomys* am 21. OT, bei *Sorex* am 22. OT und bei *Crocidura* am 24. OT durchbrechen, lassen noch eine ursprünglich ähnliche Entwicklungsgeschwindigkeit erkennen. Noch deutlicher demonstriert der Wachstumsverlauf die Abhängigkeit vom Geburtszeitpunkt. Die postnatalen Wachstumskurven von *Crocidura* und *Sorex* können durch eine Verschiebung von ca. 8 Tagen fast zur Deckung gebracht werden! In der verlängerten intrauterinen Phase wird das Wachstum bei *Crocidura* offenbar stark retardiert. Mit dem Wachstum aufs engste korreliert ist das Ossifikationsgeschehen, das an Hand des Extremitätenskelettes untersucht worden ist. Der Ossifikationsgrad der neonaten *Crocidura* wird durch *Sorex* und *Neomys* um 5 Ontogenesetage früher erreicht.

Zwischen Tragzeit und Ontogenesemodus gelten bei den Soriciden deshalb folgende Beziehungen: Die Form mit der verlängerten Tragzeit und der evolvierteren Geburtssituation zeigt eine deutliche Retardation in Wachstums- und Ossifikationsgeschwindigkeit. Andere Entwicklungsprozesse bleiben von dieser Änderung unberührt, was besonders deutlich im Lösungszeitpunkt der transitorischen Verschlüsse zum Ausdruck kommt. Diese Korrelation bietet eine Erklärung für die Tatsache, dass bei Nestflüchtern der Zeitpunkt der Lidöffnung bezüglich der Ossifikation sehr früh erfolgt, bei Nesthockern dagegen erst sehr spät. *Sorex* erweist sich hierin als extremste Form, da der Zeitpunkt des Augenöffnens mit dem Ende des Ossifikationsgeschehens im Handskelett (Abbau der Epiphysenfugen in Radius und Ulna) fast zusammenfällt.

Die Beurteilung der unterschiedlichen Geburtsreife bei den Soriciden erfordert einen Vergleich mit andern Säugern: Die Ossifikation der Hand im Geburtsmoment stimmt bei *Sorex* und *Neomys* genau mit jener von *Didelphis virginiana* (Marsupialia) überein, bei *Crocidura* entspricht sie jener der typischen Eutheria-Nesthocker. Ein Vergleich der Schädelossifikation zeigt, dass neonate *Sorex* und *Neomys* in ihrer Reife dem 8. PT von *Didelphis*, neonate typische Eutheria-Nesthocker (*Crocidura*, *Mus*, usw.) dem 30.—40. PT von *Didelphis* entsprechen. Für die extremen Formen der Metatherien und Eutherien wird die Bezeichnung **„primitive Nesthocker"**, für die typischen Eutheria-Nesthocker die Bezeichnung **„evoluierte Nesthocker"** vorgeschlagen.

Soweit die heute bekannten Fakten eine Beurteilung erlauben, entsprechen alle Vertreter der *Soricinae* dem primitiven Nesthockertypus, alle Vertreter der *Crocidurinae* dem evoluierten Nesthockertypus. Damit ist ein weiteres Kriterium gefunden, das die umstrittenen Unterfamilien der *Soricidae* rechtfertigt. Eine

Überprüfung der übrigen Eutherien zeigt, dass höchstens noch unter den *Talpidae* primitive Nesthocker gefunden werden können.

Die Ontogenese von *Sorex* und *Neomys* beweist, dass der Geburtszustand der ursprünglichen Eutherien jenem der Beutler ähnlich war. Die Familie der Soriciden zeigt damit einen rezenten Modellfall für den Evolutionsschritt vom primitiven zum evoluierten Nesthocker.

Résumé

Ce travail analyse l'ontogenèse d'un groupe primitif d'Euthériens du point de vue particulier de la corrélation entre la vitesse de croissance, la durée de gestation et l'état du développement à la naissance. Comme sujet nous avons choisi 3 représentants des *Soricidae*: *Crocidura russula* (Musaraigne musette), *Sorex araneus* (Musaraigne carrelet) et *Neomys fodiens* (Musaraigne aquatique). Les différences dans les durées de gestation — 30 jours pour *Crocidura*, 20 jours pour *Sorex* et *Neomys* (Vogel, 1972) ont permis d'étudier les différents problèmes phylogénétiques qui y sont liés.

La description précise d'une partie du développement juvénile doit permettre une datation au jour près des spécimens d'âge inconnu. L'état du développement des nouveau-nés de *Crocidura* est beaucoup plus avancé que celui des deux autres espèces.

Pour analyser la vitesse du développement, nous avons étudié quelques processus histogénétiques et nous avons comparé quelques moments caractéristiques du développement. Dans ce but, l'âge absolu est donné en jours ontogénétiques (OT) et l'âge relatif se rapportant à la naissance en jours postembryonnaires (PT). Les formations occlusionelles transitoires méritent une attention spéciale: Les *Soricidae* sont caracterisés par une occlusion partielle des lèvres qui est bien meilleure que chez les autres Euthériens. Chez *Crocidura* on trouve cette constitution jusqu'au 6^{e} jour (PT), chez *Sorex* et *Neomys* jusqu'au 11^{e} ou 12^{e} PT. La soudure secondaire des doigts disparaît chez *Crocidura* le 38^{e} OT, chez *Sorex* le 37^{e} OT et chez *Neomys* le 39^{e} OT. La fermeture du *meatus acusticus externus*, formée par deux replis du pavillon, est supprimée chez les trois espèces le 38^{e} ou le 39^{e} OT, et les paupières s'ouvrent autour du 40^{e} OT. La suppression simultanée de ces obturations semble indiquer que la vitesse de développement est la même chez les trois espèces. Le sevrage suit immédiatement l'éruption complète des dents, chez *Sorex* le 46^{e} OT, chez *Crocidura* le 47^{e} OT et chez *Neomys* le 48^{e} OT.

D'autre part, on trouve des décalages significatifs en rapport avec les différentes durées de gestation. Les phanères (exception faite des poils sensoriels) en sont un exemple remarquable. Les différences les plus intéressantes concernent

la croissance. Chez *Crocidura* la phase embryonnaire particulièrement longue retarde la croissance. La vitesse d'ossification, étudiée au niveau de la patte, est dépendante de la croissance et montre le même retard. En ce qui concerne cette ossification, le stade de développement du nouveau-né de *Crocidura* est atteint par *Sorex* et *Neomys* 5 jours plus tôt.

Les corrélations entre l'ontogenèse et la durée de gestation chez les *Soricidae* sont les suivantes: Les espèces à gestation prolongée, dont le développement à la naissance est plus évolué, montrent un retard en ce qui concerne la croissance et la vitesse d'ossification. D'autres processus de développement, comme par exemple les formations occlusionelles transitoires conservent la même vitesse primaire de développement. Cette corrélation explique le fait que chez les nidifuges les yeux s'ouvrent par rapport à l'ossification beaucoup plus tôt que chez les nidicoles.

Les différents stades de maturité observés à la naissance doivent être comparés avec ceux des autres mammifères. Chez *Sorex* et *Neomys*, l'ossification de la main au moment de la naissance correspond exactement à celle de *Didelphis* (Marsupiaux), celle de *Crocidura* correspond à ce que l'on trouve chez *Mus* et chez les autres Euthériens nidicoles typiques. Une comparaison de l'ossification du crâne montre que la maturité de *Sorex* et *Neomys* à la naissance correspond à un stade de développement chez *Didelphis* du 8^{e} PT; par contre les nouveau-nés de *Crocidura* correspondent à un développement de *Didelphis* du 30^{e} à 40^{e} PT. Pour les Marsupiaux et les formes extrêmes des Euthériens on a proposé le terme de « nidicoles primitifs » et pour les formes typiques d'Euthériens nidicoles (*Crocidura* et une grande partie des rongeurs) le terme de « nidicoles évolués ».

Il semble que tous les représentants des *Soricinae* sont du type nidicole primitif, alors que tous les *Crocidurinae* sont du type nidicole évolué. Ceci est un argument en faveur de la division contestée des *Soricidae* en deux sous-familles. Chez les autres Euthériens seuls les *Talpidae* semblent posséder des formes nidicoles primitives. L'étude de l'ontogenèse de *Sorex* et *Neomys* prouve que l'état de développement à la naissance des Proto-Euthériens ressemblait à celui des Marsupiaux actuels. La famille des *Soricidae* est le seul cas connu qui permette l'étude des phénomènes qui accompagnent l'évolution du type nidicole primitif vers le type nidicole évolué.

Summary

This paper analyses ontogenetic features in the development of an archaic Eutherian group with special consideration to the correlation between the development rate, gestation period and morphological maturity at birth. As subjects of study the following representatives of the *Soricidae* were chosen:

Crocidura russula (White-toothed Shrew), *Sorex araneus* (Common Shrew) and *Neomys fodiens* (Water Shrew). The differences in gestation periods—for *Crocidura* 30 days, for *Sorex* and *Neomys* 20 days—presents the possibility of studying the phylogenetic problems in connection with these facts.

A description of the development makes it possible to date material of an unknown age. The comparison of the birth situation shows that *Crocidura*, which is characterised by a longer gestation period, is born in a more developed condition.

For the analysis of the development rate, some histogenetic processes were studied and the appearance of typical characteristics were determined. The absolute age is given in ontogenetic days (OT), the age in correlation to birth is given in postembryonic days (PT). Great attention was given to the transitory seals, which are an important characteristic of development. The transitory coalescense of the lips is developed in an extraordinary manner. In *Crocidura* this coalescence is severed on PT 6, in *Sorex* and *Neomys* on PT 11-12. The secondary coalescence of the toes is severed in *Crocidura* by OT 38, in *Sorex* by OT 37 and in *Neomys* by OT 39. The closure of the *Meatus acusticus externus*, formed by two folds of the auricle, is opened in every species on OT 38-39, the close of the eyelids on day 40. The synchronic opening of the transitory seals indicates a conformity of the development rate in these species. The tooth-eruption is immediately followed by the end of lactation. Thus independence is attained in *Sorex* on OT 46, in *Crocidura* on OT 47 and in *Neomys* on OT 48.

On the other hand, important heterochronics are found, which are certainly correlated with the different birth situation. The most important differences are found in the growth process. The growth of *Crocidura* is retarded in the phase of the prolonged embryonic development. Connected to this is the ossification, studied in the skeleton of the hand. The stage of ossification equal to that of a new-born *Crocidura* is attained by *Sorex* and *Neomys* 5 days earlier.

The correlation between duration of gestation and ontogenetic mode are the following: The form with the larger duration of gestation and the more evolved birth situation shows a remarkable retardation in growth and ossification speed. Other processes of development keep the primary rate of development such as the transitory seals. This correlation explains the fact that nidifugous mammals attain the moment of the opening of the eyes in relation to the ossification much earlier than nidicolous mammals.

The differences in birth situation demands a comparison with other mammals. The ossification of the hand at birth in *Sorex* and *Neomys* correspond exactly with that of *Didelphis (Marsupialia)*. *Crocidura* corresponds with the well-known situation of most nidicolous Eutherians such as *Mus* (Housemouse). The comparison of the skull-ossification shows that newborn *Sorex* and *Neomys* correspond to the Opossum of PT 8, *Crocidura* and *Mus* with the Opossum of

PT 30-40. For the extreme ontogenetic forms of Metha- and Eutheria we propose the term "primitive nidicolous type", for the typical Eutherian nidicolous forms the term "evolved nidicolous type".

So far as the known facts allow a judgement, all the *Soricinae* are of the primitive, all the *Crocidurinae* are of the evolved nidicolous type. Thus a new criterion is found that justifies the contested subfamilies of the *Soricidae*. A study of other Eutherians shows that primitive nidicolous types probably exist among the *Talpidae*. The ontogenetic features of *Sorex* and *Neomys* proves that the birth situation of the *Proto-Eutheria* was similar to that of the recent Marsupials. The family of the shrews is an actual model for the first step in evolution from the primitive to the evolved nidicolous forms.

LITERATUR

Ansell, W. F. H. 1964. *Captivity behaviour and post-natal development of the shrew Crocidura bicolor.* Proc. Zool. Soc. London, 142.

Arnbäck-Christie-Linde, A. 1912. *Der Bau der Soriciden und ihre Beziehungen zu andern Säugetieren, II. Teil.* Morph. Jb. 44: 261-296.

Arsdel iii, W. C. van and H. Hillemann. 1951. *The ossification of the middle and internal ear of the golden hamster (Cricetus auratus).* Anat. Rec. 109: 673-689.

Asdell, S. A. 1964. *Patterns of mammalian reproduction.* 2. edition, Comstock, New York.

Beer, G. R. de. 1929. *The development of the skull of the shrew.* Phil. Trans. R. Soc. Lond. B 217: 411-480.

Benazzi, M. 1933. *L'evoluzione di un carattere biologico nei Mammiferi: la viviparità.* Attualità zoologiche V, I. Suppl. Arch. zool. ital. V: 1-84.

Beyerlein, L., H. H. Hillemann, and W. C. van Arsdel iii. 1951. *Ossification and calcification from postnatal day eight to the adult condition in the golden hamster (Cricetus auratus).* Anat. Rec. 111: 49-66.

Bieger, W. 1941. *Handbuch der deutschen Jagd.* Parey, Berlin.

Blasius, J. H. 1857. *Fauna der Wirbelthiere Deutschlands und der angrenzenden Länder von Mitteleuropa.* Braunschweig.

Blossom, P. M. 1932. *A pair of long-tailed shrews (Sorex cinereus cinereus) in captivity.* J. Mammal. 13: 136-143.

Bluntschli, H. 1937. *Die Frühentwicklung eines Centetinen (Hemicentetes semispinosus Cuv.).* Rev. suisse Zool. 44: 270-282.

Boas, J. E. V. 1934. *Äusseres Ohr.* In: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, Bd. II/2: 1433-1444. Berlin und Wien.

Brink, F. H. van den, 1957. *Die Säugetiere Europas.* P. Parey, Hamburg und Berlin.

Buttler, G. 1953. *Ein Beitrag zur Sexualbiologie der Insectivoren unter besonderer Berücksichtigung der accessorischen Drüsen der Soriciden.* Diss. Braunschweig (Maschinenschrift).

Conaway, C. H. 1958. *Maintenance, reproduction and growth of the least shrew in captivity.* J. Mammal. 39: 58-64.

Crowcroft, P. 1957. *The life of the shrew.* Reinhardt, London.

CURGY, J.-J. 1965. *Apparition et soudure des points d'ossification des membres chez les Mammifères.* Mém. Mus. nat. Hist. nat., Zool. 32: 173-308.

DEHNEL, A. 1949. *Studies on the genus Sorex L.* Ann. Univ. M. Curie-Sklod., Sect. C, 4: 17-102.

— 1951. *The biology of breeding of common shrew Sorex araneus L.* Ann. Univ. M. Curie-Sklod. Sect. C, 6: 359-376.

DIETERLEN, F. 1961. *Beiträge zur Biologie der Stachelmaus, Acomys cahirinus dimidiatus Cretschmar.* Z. Säugetierk. 26: 1-13.

— 1963. *Vergleichende Untersuchung zur Ontogenese von Stachelmaus (Acomys) und Wanderratte (Rattus norvegicus). Beiträge zum Nesthocker-Nestflüchter-Problem bei Nagetieren.* Z. Säugetierk. 28: 193-227.

— 1968. *Zur Kenntnis der Gattung Otomys (Otomyinae; Muridae; Rodentia). Beiträge zur Systematik, Ökologie und Biologie zentralafrikanischer Formen.* Z. Säugetierk. 33: 321-352.

DRYDEN, G. L. 1968. *Growth and development of Suncus murinus in captivity on Guam.* J. Mammal. 49: 51-62.

EISENTRAUT, M. 1956. *Der Winterschlaf mit seinen ökologischen und physiologischen Begleiterscheinungen.* G. Fischer, Jena.

ELLERMAN, J. R. and T. C. S. MORRISON-SCOTT. 1951. *Checklist of Palaearctic and Indian Mammals.* 1758 to 1946. Brit. Mus. (Nat. Hist.), London.

ERÖS, G. 1928. *Kalk- und Zellkernfärbung mittels alaunsaurem Fuchsin.* Zbl. Path. 42: 97-102.

FRANK, F. 1953. *Zur Biologie, insbesondere Paarungsbiologie der Feldspitzmaus (Crocidura leucodon).* Bonn. zool. Beitr. 4: 187-194.

— 1954. *Zur Jugendentwicklung der Feldspitzmaus.* Bonn. zool. Beitr. 5: 173-178.

GAFFREY, G. 1961. *Merkmale der wildlebenden Säugetiere Mitteleuropas.* Geest und Portig, Leipzig.

HAMILTON, W. J. 1929. *Breeding habits of the short-tailed shrew, Blarina brevicauda.* J. Mammal. 10: 125-134.

— 1944. *The biology of the little short-tailed shrew, Cryptotis parva.* J. Mammal. 25: 1-7.

HEDIGER. H. 1948. *Die Zucht des Feldhasen (Lepus europaeus Pallas) in Gefangenschaft.* Physiol. comp. Öcol. 1, 46-62.

HEIM de BALSAC, H. et F. BOURLIÈRE. 1955. *Ordre des Insectivores, Systématique.* Traité de Zoologie, Tome XVII: 1653-1712.

HENNEBERG, B. 1908. *Beiträge zur Entwicklung der Ohrmuschel.* Anat. Hefte 36: 108-188.

— 1937. *Normentafel zur Entwicklungsgeschichte der Wanderratte (Rattus norvegicus Erxleben).* Normentafel zur Entwicklungsgechichte der Wirbeltiere, Heft 15. In: KEIBELS Normentafeln der Entwicklung. Jena. Heft 15: 1-162.

HENSON, W. 1961. *Some morphological and functional aspects of certain structures in the middle ear in bats and insectivores.* Kansas Univ. Sci. Bull. 42: 151-225.

HERTER, K. 1957. *Das Verhalten der Insektivoren.* Handbuch der Zoologie 8: 1-50. de Gruyter, Berlin.

HIBBARD, C. W. 1950. *Mammals of the Rexroad Formation from Fox Canyon, Kansas.* Contr. Mus. Paleont. Univ. Michigan 8: 113-192.

HOESCH, W. 1959. *Zur Jugendentwicklung der Macroscelididae.* Bonn. zool. Beitr. 10: 263-265.

JOHNSON, M. L. 1933. *The time and order of appearance of ossification centers in the albino mouse.* Am. J. Anat. 52: 241-271.

KAMPEN, P. N. van, 1905. *Die Tympanalgegend des Säugetierschädels.* Morph. Jb. 34: 321-722.

KINDAHL, M. 1959. *Some aspects of the tooth development in Soricidae.* Acta odont. Scand. 17: 203-237.

LADEWIG, P. 1944. *Eine histologische Übersichts- und Bindegewebsfärbung.* Schweiz. med. Wochenzschr. 74: 132-133.

LUTZ, J. E. 1964. *Natural history of the short-tailed shrews in southeastern Michigan.* Diss. Negative microfilm 64-12, 642, Univ. microfilm Inc., Ann Arbor, Michigan.

MANGOLD-WIRZ, K. 1966. *Cerebralisation und Ontogenesemodus bei Eutherien.* Acta anat. 63: 449-508.

MARTIN, R. 1962. *Entwicklungszeiten des Zentralnervensystems von Nagern mit Nesthocker- und Nestflüchterontogenese (Cavia cobaya Schreb. und Rattus norvegicus Erxleben).* Rev. suisse Zool. 69: 617-727.

MARTIN, R. D. 1968. *Reproduction and Ontogeny in tree-shrews (Tupaia belangeri), with reference to their general behaviour and taxonomic relationships.* Z. Tierpsych. 25: 409-491, 505-532.

MAZAK, V. 1962. *Zur Kenntnis der postnatalen Entwicklung der Rötelmaus, Clethrionomys glareolus Schreber. 1780.* Acta Zool. Soc. Bohemoslov. 26: 77-104.

MEESTER, J. A. J. 1960. *Shrews in captivity.* Afr. Wild Life 14: 57-60.

MOOR, E. 1933. *Die postembryonale Entwicklung von Talpa europaea L.* Vidensk. Meddelelser 94: 249-272.

— 1936. *Biologische Beobachtungen an Solenodon paradoxus Brandt in Gefangenschaft II.* Zool. Anz. 116: 177-188.

MÜLLER, F. 1967. *Zum Vergleich der Ontogenese von Didelphis virginiana und Mesocricetus auratus.* Rev. suisse Zool. 74: 607-613.

— 1968*a*. *Die transitorischen Verschlüsse in der postnatalen Entwicklung der Marsupialia.* Acta anat. 71: 581-624.

— 1968*b*. *Methodische Gesichtspunkte zum Studium der Evolution der Säuger-Ontogenesetypen.* Rev. suisse Zool. 75: 630-643.

— 1968*c*. *Zur Phylogenese des sekundären Kiefergelenkes.* Rev. suisse Zool. 75: 373-414.

— 1969. *Verhältnis von Körperentwicklung und Cerebralisation in Ontogenese und Phylogenese der Säuger.* Verh. naturf. Ges. Basel 80: 1-31.

MÜLLER, H. 1970. *Beiträge zur Biologie des Hermelins Mustela erminea Linné, 1758.* Säugetierk. Mitt. 18: 293-380.

NESSLINGER, C. L. 1956. *Ossification centers and skeletal development in the postnatal Virginia Opossum.* J. Mammal. 37: 382-394.

NOTINI, G. 1941. *Om Harens Biologi.* Svenska Jägerförbundet Meddelande 4.

OTT, J. 1968. *Nachweis natürlicher reproduktiver Isolation zwischen Sorex gemellus sp. n. und Sorex araneus Linnaeus 1758 in der Schweiz.* Rev. suisse Zool. 75: 53-75.

PARKER, W. K. 1885. *On the structure and development of the skull in the mammalia. Part III Insectivora.* Phil. Trans. R. Soc. Lond. B 176: 121-275.

PETRI, C. 1935. *Die Skelettentwicklung beim Meerschwein. Zugleich ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie der Skelettentwicklung der Säuger.* Vjahrsschr. Naturf. Ges. Zürich 80: 157-240.

PORTMANN, A. 1938. *Die Ontogenese der Säuger als Evolutionsproblem. I. Die Ausbildung der Keimblase. II. Zahl der Jungen, Tragzeit und Ausbildungsgrad der Jungen bei der Geburt.* Biomorphosis 1: 49-66, 109-126.

— 1962. *Cerebralisation und Ontogenese.* Med. Grundlagenforsch. 4: 1-62.

— 1965. *Über die Evolution der Tragzeit bei Säugetieren* .Rev. suisse Zool. 72: 658-666.

— (im Druck). *La cérébralisation des Mammifères.* Traité de Zoologie XVI/4: 385-417.

PRECHTL, H. F. R. und W. SCHLEIDT. 1950. *Auslösende und steuernde Mechanismen des Saugaktes I. Mitteilung.* Z. vergl. Phys. 32: 257-262.

— 1951. *Auslösende und steuernde Mechanismen des Saugaktes. II. Mitteilung.* Z. vergl. Phys. 33: 53-62.

PRICE, M. 1953. *The reproductive cycle of the water shrew, Neomys fodiens bicolor Shaw.* Proc. zool. Soc. Lond. 123: 599-621.

PRUITT, W. 1957. *A survey of the mammalian family Soricidae (shrews).* Säugetierkundl. Mitt. 5: 18-27.

PUCEK, Z. 1958. *Untersuchungen über die Nestentwicklung und Thermoregulation bei einem Wurf von Sicista betulina Pallas.* Acta theriol. 2: 11-54.

— 1964. *Morphological changes in shrews kept in captivity.* Acta theriol. 8: 137-166.

REPENNING, C. H. 1967. *Subfamilies and genera of the Soricidae.* Geolog. Surv. Prof. Pap. 565: 1-74.

ROMEIS, B. 1968. *Mikroskopische Technik*, Oldenburgverlag, Wien.

ROUX, G. H. 1947. *The cranial development of certain Ethiopian „Insectivores" and its bearing on the mutual affinities of the group.* Acta zool. 28: 165-233.

SABAN, R. 1958. *Insectivores.* In: J. PIVETEAU. *Traité de Paléontologie*, VI: 822-909. Masson, Paris.

SALZMANN, R. C. 1963. *Beiträge zur Fortpflanzungsbiologie von Meriones shawi (Mammalia, Rodentia)*, Rev. suisse Zool. 70: 343-452.

SCHULZ-WESTRUM, T. 1969. *Die Riesengleitflieger.* GRZIMEKS Tierleben. Kindlerverlag, Zürich.

STEFANIAK, W. und E. LANDOWSKA-PLAZEWSKA. 1969. *Die Entwicklung des Knochengerüstes der Extremitäten des Braunbären (Ursus arctos L.) im Anfangsstadium des Lebens ausserhalb des Mutterleibes.* Zool. Garten 37: 173-180.

STEPHAN, H. 1967. *Zur Entwicklung der Insektivoren nach Merkmalen des Gehirns und die Definition der „Basalen Insektivoren".* Zool. Anz. 179: 177-199.

STRASSEN, O. zur. 1912. BREHMS Tierleben, 10. Bd., Säugetiere, Bd. 1, 4. ed. Leipzig und Wien.

STRAUSS, F. 1958. *Erfahrungen mit einer Feldhasenzucht.* Rev. suisse Zool. 65: 434-441.

STONG, R. M. 1925. *The order, time and rate of ossification of the albino rat (Mus norvegicus albinus) skeleton.* Am. J. Anat. 36: 313-356.

TOLDT, K. 1910. *Über eine beachtenswerte Haarsorte und über das Haarformensystem der Säugetiere.* Ann. naturh. Mus. Wien 24: 195-268.

TUMARKIN, A. 1968. *Evolution of the auditory conducting appartus in terrestrial vertebrates.* In: Hearing mechanisms in vertebrates, pp 18-40. A Ciba Foundation Symposium. Churchill, London.

VÁSÁRHELYI, S. 1929. *Beiträge zur Kenntnis der Lebensweise zweier Kleinsäuger.* Állatt. Közl. 26: 84-91.

VOGEL, P. 1970. *Biologische Beobachtungen an Etruskerspitzmäusen (Suncus etruscus Savi, 1832).* Z. Säugetierk. 35: 173-186.

VOGEL, P. 1972. *Beitrag zur Fortpflanzungsbiologie der Gattungen Sorex, Neomys und Crocidura (Soricidae)*. Verh. naturf. Ges. Basel 82, 165-192.

VÖLKER, O. 1922. *Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Ziesels (Spermophilus citellus)*. In: KEIBELS Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere, Heft 13, Jena.

WAHLSTRÖM. A. *Beiträge zur Biologie von Crocidura leucodon (Herm.)*. Z. Säugetierk. 4: 157-185.

WALKER, E. P. 1968. *Mammals of the world*. 2. edition. John Hopkins Press, Baltimore.

WEBER, M. 1928. *Die Säugetiere 2.*, 898 pp. Jena.

WEBER, R. 1949. *Transitorische Verschlüsse von Fernsinnesorganen in der Embryonalperiode bei Amnioten*. Rev. suisse Zool. 57: 16-108.

WIRZ, K. 1950. *Zur qualitativen Bestimmung der Ranghöhe bei Säugetieren*. Acta anat. 9: 134-196.

— 1954. *Ontogenese und Cerebralisation bei Eutheria*. Acta anat. 20: 318-329.

ZIPPELIUS, H.-M. 1958. *Zur Jugendentwicklung der Waldspitzmaus, Sorex araneus*. Bonn. Zool. Beitr. 9: 120-129.